РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

Е.Н. ПАНОВ

ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ

ЭТОЛОГИЯ. ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2012

УДК: 639.113.9:591.152

Е.Н. Панов. Избранные труды по этологии и эволюционной биологии. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2012. 695 стр. с илл.

В книге представлены работы эволюциониста и этолога Е.Н. Панова по различным аспектам наук о поведении и его роли в эволюции, опубликованные в 1963–2011 гг. Тексты сгруппированы в семь разделов: История и методология науки (11 статей), Проблема вида и гибридизация (6), Поведенческая экология (5), Сравнительная этология (7), Социальное поведение и коммуникация (3), Биоакустика (3). Поведение *Homo sapiens* (2). Приложен также общий список трудов Е.Н. Панова (286 названий).
Для биологов широкого профиля, зоологов и всех интересующихся и методологией науки и вопросами поведения животных и человека.

ISBN 978-5-87317-868-1

ПРЕДИСЛОВИЕ

Вниманию читателя предлагается сборник опубликованных ранее статей Е.Н. Панова – известного зоолога, этолога, профессора, академика РАЕН, лауреата Государственной премии Российской Федерации и премий МОИП. Выход сборника приурочен к 75-летнему юбилею Е.Н. Панова, за плечами которого – более полувека полевых исследований и напряженных научных поисков, результаты которых нашли отражение в его многочисленных статьях и книгах.

В далекие 50-е годы, будучи студентом Биологического факультета МГУ, Е.Н. Панов выбрал в качестве основного направления своих исследований этологию – науку о закономерностях поведения животных в естественной среде обитания, опирающуюся на представления о врожденных механизмах видоспецифического поведения, развитые в работах К. Лоренца и Н. Тинбергена. В те годы подобный выбор определенно не сулил легкой жизни и даже требовал известной смелости, ибо начало научной биографии юбиляра пришлось на период, когда этология входило в число научных направлений, упоминание о которых в нашей стране допускалось лишь в связи с их критикой. О послевоенном триумфе этологии на сцене мировой науки в советской печати вплоть до конца 60-х годов не упоминалось даже вскользь.

Не удивительно, что претворять в жизнь программу этологических исследований Е.Н. Панову на первых порах пришлось вдали от крупных научных центров. Спустя год после окончания университета он отправляется в Южное Приморье в заповедник Кедровая падь. Полевая работа в этом интереснейшем районе захватила молодого зоолога. Пожалуй, можно пожалеть о том, что этот период не отражен на страницах юбилейного издания. А между тем, именно на Дальнем Востоке Е.Н. Пановым были собраны материалы для первых серьезных статей о поведении зуйков, сорокопутов и синиц-гаичек, опубликованных в 1963 и 1964 годах. Эти работы впервые в отечественной зоологической литературе убедительно продемонстрировали перспективность этологического подхода к изучению поведения животных в природе. Позднее результаты исследований на юге Приморья, были обобщены Е.Н. Пановым в фундаментальной монографии "Птицы Южного Приморья" (1973).

Завершив исследования в заповеднике, Е.Н. Панов переезжает в Новосибирск, где в течение нескольких лет (1965–1971 гг.) работает в Институте цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР в составе исследовательского коллектива, возглавляемого талантливым ученым и энергичным организатором науки Н.Н.Воронцовым. Не без его влияния проблемы генетических аспектов видообразования, гибридизации, изолирующих механизмов прочно и надолго обосновались в сфере научных интересов Е.Н. Панова. В период работы в Новосибирске он активно публикуется в широко известных в то время сборниках "Проблемы эволюции", выходивших под редакцией Н.Н. Воронцова (1968–1973 гг.). Хотя эти публикации здесь не представлены, некоторые из них, как мне кажется, заслуживают упоминания. Во-первых, это обширный обзор по проблеме этологических механизмов репродуктивной изоляции, впервые на русском языке исчерпывающим образом осветивший эту тему. Во-вторых, это статья о гибридизации обыкновенной и белошапочной овсянок под Новосибирском, положившая начало многолетним исследованиям на всем пространстве ареалов этих видов, которые в

настоящее время ученики юбиляра продолжают уже на новом уровне, с применением самых современных молекулярно-генетических методов.

Верность своей исследовательской программе, построенной на синтезе сравнительной этологии и проблем микроэволюции, Е.Н. Панов сохранил и после того, как в 1971 г. возвратился в Москву и поступил на работу в Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова (ныне Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН). В настоящее время стаж его непрерывной работы в этом институте превысил 40 лет и можно только удивляться тому, как много ему за это время удалось сделать. Опубликованы десятки статей, одна за другой выходили научные монографии и научно-популярные книги. За приоритетный цикл работ "Фундаментальное исследование коммуникации животных и биосоциальности: организационные механизмы и эволюционные преобразования" (книги "Механизмы коммуникации у птиц", 1978; "Поведение животных и этологическая структура популяций", 1983; "Гибридизация и этологическая изоляция у птиц", 1989) Е.Н. Панов удостоен в 1993 г. Государственной премии Российской Федерации. Книги "Поведение животных и этологическая структура популяций" и "Гибридизация и этологическая изоляция у птиц" удостоены также первых премий МОИП за 1983 и 1989 гг.

Сборник публикаций Е.Н. Панова – патриарха российской этологии и одного из известнейших отечественных зоологов, без сомнения станет заметным явлением. Сборник включает 38 статей и обзоров по вопросам истории и методологии науки, проблеме вида и гибридизации, поведенческой экологии, сравнительной этологии, социальному поведению и коммуникации животных, биоакустике, эволюционным и этологическим аспекта поведения человека. Подборка публикаций достаточно полно отражает основные направления исследований автора за весь период его работы в ИЭМЭЖ–ИПЭЭ РАН.

Излишне говорить о том, что книга принесет огромную пользу и станет хорошим подспорьем для молодых зоологов, ориентированных на изучение поведения животных. Широкий круг интересов Е.Н. Панова и богатый спектр исследованных им объектов, отраженный на страницах книги, привлекут к ней внимание и орнитологов, и герпетологов, и териологов. Многие статьи, включенные в сборник, могут служить непосредственным образцом проведения полевых исследований социального поведения и коммуникации птиц, рептилий и млекопитающих. Большой интерес представляет историко-методологический раздел сборника. Е.Н. Панов принадлежит к числу тех немногих представителей отечественной биологии, для которых изучение конкретных научных проблем неотделимо от критического осмысливания и творческого развития теоретических идей и подходов, бытующих в той или иной области науки. Представленные в том разделе статьи содержат исчерпывающий анализ развития теоретических представлений в области изучения процессов микроэволюции, поведения животных и человека.

Сборник без сомнения будет интересен и для историков науки. Личность Е.Н. Панова, вся его научная, общественно-научная и популяризаторская деятельность могут служить превосходным "модельным объектом" для изучения сложного и противоречивого процесса внедрения и ассимиляции идей этологии, как особого направления в изучении поведения животных, на почве отечественной науки. Я уже упоминал о том, что в Советском Союзе этология была воспринята как вызов политически ангажированному научному официозу, объявлена буржуазной лженаукой, и ее развитие оказалось полностью блокировано вплоть до конца 60-х годов. Первые переводы трудов К.Лоренца и Н.Тинбергена, выполненные Е.Н. Пановым, были изданы у нас только на рубеже 60-х и 70-х годов. В тот же период в обществе "Знание" им были опубликованы три брошюры с изложением основ этологического подхода к изучению поведения животных и исто-

рии этологии. Значение всех этих книг и заслуги их автора для развития этологических исследований в нашей стране трудно переоценить.

Всемерно приветствуя издание сборника, хочу выразить уверенность в том, что он без сомнения найдет самую широкую аудиторию читателей и, повторюсь, принесет большую пользу молодым зоологам, намеревающимся посвятить себя изучению поведения животных.

В.В. Иваницкий, доктор биологических наук

ИСТОРИЯ И МЕТОДОЛОГИЯ НАУКИ

1. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных[1]

Введение

«...удручающе легко найти то, что ищешь и чрезвычайно трудно увидеть то, чего заранее не ожидаешь или не стремишься найти»

Г. Цопф. Отношение и контекст

В одной из своих статей с интригующим названием «Этология в меняющемся мире» нобелевский лауреат Нико Тинберген (Tinbergen, 1976) указывает на беспрецедентный рост наук о поведении за последние 20 лет[2]. Да и сейчас трудно представить себе серьезное исследование по физиологии, экологии, систематике или какой-либо другой традиционной биологической дисциплине, полностью игнорирующее поведенческие аспекты проблемы. У нас на глазах возникли такие направления биологических исследований как генетика поведения, нейроэтология, экологическая этология и многие другие. Несомненна также явная тенденция к сближению между современной этологией и науками о человеке – как естественными (антропология психология), так и гуманитарными (лингвистика).

Столь стремительный рост и столь мощное ветвление этологии, которая всего лишь 50 лет назад представляла собой сугубо локальное явление в научном мире (кучка европейских исследователей-энтузиастов, занятая мало кому понятными в то время исследованиями поведения птиц – см. Панов 1975*а*), немыслимы на базе одного лишь количественного накопления фактов. Интенсивное развитие науки чревато тяжелыми болезнями роста, трудностями совмещения в единой картине старых и новых представлений, напряженной конкуренцией между ними, ломкой привычных традиционных классических схем. В этом смысле история современной этологии дает богатейший материал для размышлений о путях эволюции научного знания. Это одна из увлекательнейших тем в методологии и в истории науки (см. например Кун, 1975; Marney, Schmidt, 1976).

Мало у кого сейчас остается сомнение в том, что так называемая классическая этология 1930-х–1950-х годов, основанная на трудах К. Лоренца, Н. Тинбергена и их учеников, – это нечто совсем иное чем этология 1970–1980-х годов. Чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить две программные статьи Н. Тинбергена, датируемые 1942 и 1976 гг. Период создания классической этологической теории – это в значительной степени период активной самоизоляции, без которой трудно или невозможно создать строгий научный язык, необходимый для формирования исследовательской программы нового направления (Панов, 1975*а*). Начиная с 1960-х годов этология вступает в фазу ассимиляции достижений других дисциплин, отдавая им, в свою очередь, плоды своих предыдущих исканий. Это стадия синтеза, на которой теряются строгие границы еще недавно четко очерченной дисциплины. «Имея в виду постепенное слияние этологии – в старом узком смысле слова – с нейрофизиологией, многими разделами психологии, экологией, эволюционными исследованиями и генетикой, я буду использовать термин

---

[1] Статья опубликована в 1983 г. в сб. «Итоги науки и техники. Зоология позвоночных Т. 12».

[2] Как указано в сноске 1, обсуждается ситуация, существовавшая в начале 1980-х годов.

этолог в широком смысле, в приложении ко всем биологам изучающим поведение», – пишет Н. Тинберген (Tinbergen, 1976).

Тема коммуникации животных была одной из центральных в исследованиях классической этологической школы. По ряду причин, которых мы коснемся ниже, гораздо меньше внимания ранние этологи уделяли анализу долговременных связей между особями в составе группы – тому, что мы сейчас называем социальным поведением и социальной организацией. Вместе с тем, и в этой области имеются превосходные образцы работ классической школы – например, многолетние исследования межперсональных связей в колониях галок (Lorenz, 1931, 1935).

Задача настоящего обзора состоит в том, чтобы обрисовать картину эволюции наших взглядов на сущность коммуникации и социального поведения животных за последние четверть века и выявить те трудности, с которыми связана непрекращающаяся борьба мнений в этой области исследований. Мы коснемся также тех опасностей, которые таит в себе неосознанное эклектическое смешение разных подходов, каждый из которых органически связан с деятельностью определенной научной школы и логически оправдан в системе взглядов этой школы. Будучи вполне работоспособными и плодотворными сами по себе, такие чуждые друг другу подходы при их некритическом объединении ведут к чисто логическим несоответствиям, к неверным интерпретациям эмпирических данных и подчас к формулированию достаточно бесплодных гипотез и теорий (Purton, 1978).

1.1. Коммуникация и социальное поведение: полезность разграничения

Понятия «коммуникация» и «социальное поведение» в значительной степени перекрывают друг друга, так что некоторые авторы склонны рассматривать их почти как синонимы (например, Шибутани, 1969). Однако здесь существуют некоторые тонкие различия, которые полезно подчеркнуть в контексте данного обзора.

Социальное поведение есть основа и средство поддержания социальной организации (Morrison, Menzel, 1972). Мы полагаем что в этом смысле социальное поведение включает в себя как прямые, так и опосредованные связи между особями. Так, если в группе животных α-особь и не взаимодействует непосредственно с индивидами самых низших рангов, ее присутствие несомненно влияет на их поведение и дальнейшие жизненные перспективы. В данном случае между α-особью и аутсайдерами нет прямых контактов, нет коммуникации в строгом смысле слова, но есть причинно обусловленные связи, обязанные социальному поведению всех членов группы.

Если рассматривать коммуникацию в этом сравнительно узком смысле (как реализацию непосредственных контактов), то ее можно считать средством реализации социального поведения, а социальное поведение – средством установления и поддержания социальной структуры и организации (см. Панов, 1983).

При таком подходе события, происходящие в социуме, соотносятся друг с другом по иерархическому принципу (см. Dawkins, 1976). Попытки представить эту иерархию событий в явной форме были сделаны впервые в середине 1970-х годов (Панов, 1975*б*; Hinde, 1976). Эти две схемы отличаются друг от друга в основном чисто терминологически. Мы именовали нашу иерархическую триаду как контакты – взаимодействия – группировки, Р. Хайнд – как взаимодействия – взаимосвязи – структура[3]. В обоих случаях собственно коммуникация (как процесс обмена коммуникативными сигналами) функционирует, по мнению авторов, в основном на первом, низшем уровне организации событий.

[3] Поскольку первый, второй и третий элементы каждой данной триады комплементарно соответствуют таковым другой триады, понятие «взаимодействие» в этих схемах несет разное содержание.

Р. Хайнд, подчеркивая эвристическую полезность своей схемы, указывает, что она существенно отличается от одномерной схемы, привычной в классической этологии, и призвана сместить акценты с анализа парных взаимодействий (собственно коммуникация в нашем смысле) на анализ долговременных социальных процессов в группе (то есть на социальное поведение и социальную организацию в сегодняшнем их понимании).

О необходимости подобного смещения акцентов, диктуемых нынешними задачами изучения социо-демографических систем, говорит и Дж. Крук (Crook, 1970*б*). Он пишет, что в свете этих задач совершенно недостаточен даже самый детальный анализ парных контактов между особями, изучение которых было одной из важнейших тем классической этологии. Описание социального процесса в группе в терминах парных контактов столь же бесплодно, как попытка прокомментировать футбольный матч, трактуя его исключительно как ряд последовательных контактов между разными парами игроков. Сама суть игры – в неповторимом разнообразии позиций всех участников матча, причем каждая такая позиция должна рассматриваться с учетом позиций остальных членов обеих команд.

Разумеется, проводимое здесь противопоставление между коммуникацией, как обменом сигналами между непосредственными участниками парного контакта, и социальным поведением, как долговременным многоуровневым процессом, в значительной степени схематично. Однако подобный схематизм – это методологически непременное условие в изучении любой сложной системы. Большой запас степеней свободы которым обладают функционирующие элементы социо-демографической системы, придают последней облик аморфности, и уже одно это обстоятельство требует построения достаточно жестких моделей описания (см. Харвей, 1974: 277), сформулированных по возможности явным, эксплицитным образом. Схематизм подобных моделей, который на первых порах игнорирует тонкости моделируемого объекта, является скорее их достоинством нежели недостатком (Панов, 1975*а*: 28). Важно лишь, чтобы основания для формулирования модели были понятны и представлены в столь же эксплицитной форме, как и сама структура модели (см. Purton, 1978).

К сожалению, важное разграничение между сиюминутными актами коммуникации и долговременными социальными процессами не всегда очевидно для исследователей (см., напр., Ильина, 1982). Ниже мы попытаемся более подробно проанализировать сущность этих различий а также историческую перспективу их формирования в умах исследователей.

1.2. Принципы изучения коммуникации в классической и в синтетической этологии

Теория поведения в ранних построениях этологии удовлетворяла одному весьма важному условию: она позволяла вывести значительное число положений и гипотез всего лишь из двух-трех исходных (априорных) посылок[4]. Самой важной из них было дедуктивное представление о существовании нескольких в целом автономных мотивационных систем, каждая из которых ответственна за свой собственный тип поведенческой активности – такой, например, как пищевое, агрессивное, половое поведение и т.д. (подробнее см. Хайнд, 1963; Slater, 1974; Панов, 1975*а*). Согласно взглядам Н. Тинбергена (Tinbergen, 1942 1952), коммуникативные сигналы, именуемые демонстрациями, представляют собой своего рода незавершенные акции, обязанные интерференции и конфликту разных мотиваций (например, половой и агрессивной). Таково их эволю-

[4] О методологической важности этого условия см. Кузнецов 1980: 77–78 и далее.

ционное происхождение и, вместе с тем, – каждое данное сиюминутное проявление[5]. Согласно этой схеме, демонстрации дискретны (каждая из них может быть однозначно выделена из потока поведения) и обладают достаточно стабильными и определенными «значениями»: приветствия, угрозы, подчинения и т.д.

В этом пункте описанные построения смыкаются с другим исходным положением классической этологии – о фиксированных моторных координациях (fixed action patterns) которые в сфере коммуникации играют роль ключевых знаковых стимулов (sign stimuli). Эти знаковые стимулы, или релизеры, предъявляемые в поведении одного из коммуникантов, совершенно определенным образом активируют врожденную программу реагирования другой особи-коммуниканта, вызывая у нее фиксированный комплекс действий, соответствующий ситуации и полученному сигналу. Например, в ответ на стереотипную демонстрацию угрозы со стороны одного животного, другое воспроизводит стереотипную демонстрацию подчинения.

Несколько забегая вперед, отметим явную детерминистическую направленность этой схемы, обязанную генетическому преформизму, который вне всякого сомнения культивировался в ранней этологии. Надо сказать, что исторически этот культ врожденного поведения был вполне оправдан необходимостью разработки сравнительного подхода для нужд филогенетических построений (Панов, 1975*а*: 24; Bateson, Hinde, 1976: 5).

Рассмотренные представления о механизмах коммуникации животных органически связаны с т. н. энергетическими моделями индивидуального поведения, разработанными К. Лоренцом и Н. Тинбергеном (Хайнд, 1963). Это значит, что предлагаемая ими схема коммуникации неизбежно должна оказаться под угрозой элиминации, как только возникнут серьезные сомнения в справедливости общей схемы поведения, выдвинутой классической этологией. Сейчас ни для кого не секрет, что именно это и случилось в последние два десятилетия (Хайнд, 1963; Slater, 1974; Bateson, Hinde, 1976 и мн. др.). Так, по мнению П. Слейтера, многие представления классической этологии (в частности, так называемая схема ключа и замка) уже в начале 1970-х годов отошли в область истории науки (Slater, 1974: 92; Дьюсбери, 1981: 29; см. также БСЭ статья Этология).

В этой ситуации может показаться удивительным, что здание традиционных взглядов на сущность коммуникации продолжает существовать и по сей день, лишившись своего фундамента и фактически повиснув в воздухе. Однако мы перестанем удивляться этому, если вспомним, что анализируемый здесь локальный эпизод в эволюции человеческих знаний в действительности иллюстрирует весьма типичную ситуацию в истории науки. В подобной ситуации небольшая часть исследователей всеми силами пытается спасти гибнущую на глазах теорию (см. например Moynihan, 1970; Baerends, 1975) тогда как основная их масса, не задумываясь сколько-нибудь серьезно о теоретических основаниях своей деятельности, занята решением частных вопросов-головоломок, как называет их Т. Кун (1975: 57–66 и далее). На этой стадии «нормальной науки» усилия ученых, занятых анализом аномалий, не согласующихся с господствующей теорией, остаются на заднем плане. Однако когда аномалий становится слишком много, наступает период кризиса и революционной смены парадигмы. Можно думать, что сегодня проблема сущности коммуникации животных находится на стадии надвигающегося кризиса.

Пожалуй, одним из самых трудных вопросов, стоящих на повестке дня, является крайне запутанный вопрос о единицах коммуникации. Что представляет собой тот самый «коммуникативный сигнал», о котором мы постоянно говорим? Представляет ли он собой некую дискретную сущность, однозначно отделимую от прочих коммуникативных сигналов? Соответственно, является ли эманация и прием коммуникативных

[5] О возникающих в этом пункте неясностях см. Панов 1978: 23–24.

сигналов процессом преимущественно дискретным или главным образом континуальным? И вправе ли мы, подобно некоторым теоретикам (например Wilson, 1975*a*), устанавливать точное количество коммуникативных сигналов, используемых разными видами животных, и строить на этой основе теорию эволюции коммуникативных систем? Вот те основные вопросы, которые нам предстоит обсудить в этом разделе.

В соответствии с логикой развития любого научного исследования (от описания объекта к его объяснению) мы рассмотрим сначала традиционные и приходящие им на смену принципы структурирования и классификации видовых коммуникативных систем, а затем – различные, подчас конкурирующие друг с другом подходы, лежащие в основе гипотетических объяснений функции и эволюции коммуникативного поведения. Следуя терминологии Д. Харвея (1974), мы будем называть процедуры формального структурирования интересующих нас объектов моделями описания, а основанные на них объяснительные схемы – моделями объяснения.

Модели описания в исследованиях коммуникации животных

Инвентаризация видовых сигнальных репертуаров: отсутствие единых принципов

Одним из главных требований, предъявляемых к деятельности исследователя, является требование воспроизводимости полученных им результатов. На начальном этапе описания объекта это требование обеспечивается выбором неких конвенциональных принципов, в соответствии с которыми производится отбор структурных элементов (инвентаризация) и расстановка их относительно друг друга (классификация). Этот этап работы, предопределяющий научную весомость всех последующих построений и выводов, жизненно важен в сравнительных дисциплинах, имеющих дело с сотнями и тысячами высоко индивидуализированных (в каком-то смысле уникальных) объектов, каковыми являются зоологические виды. Кустарные описания видовых коммуникативных систем, построенные на одной лишь интуиции, без использования глубоко продуманной логической схемы, полностью исключают возможность сопоставления и аккумулирования результатов, полученных разными наблюдателями.

К сожалению, нечто подобное и происходит сегодня в той сфере этологии которая занята исследованием систем коммуникации у животных. Приведу лишь один весьма типичный пример. В работе Д. Эйнли (Ainley, 1975), который насчитал у пингвина Адели *Pygoscelis adeliae* около 25 демонстраций, к их числу относятся такие действия, как, например нападение на оппонента (атака), сгорбленная поза и опускание глазного яблока. Все эти действия фигурируют в окончательном списке как равноценные друг другу единицы («демонстрации»), хотя сам автор пишет (с. 507), что опускание глазного яблока «...является компонентом всех (прочих – Е.П.) главных демонстраций». В том же сборнике статье Д. Эйнли непосредственно предшествует работа Е. Спарра (Spurr, 1975), также посвященная коммуникации пингвина Адели. Здесь атака рассматривается уже не как демонстрация, а как элементарный акт (наравне с гнездостроением, копуляцией, бегством от соперника и поведением избегания), а суммарное число демонстраций приравнивается к 10 (в отличие от 25 у Д. Эйнли). Только три демонстрации (!) оказываются общими для обоих списков.

Стоит задуматься над тем, в чем причина столь явного несовпадения результатов, полученных двумя квалифицированными наблюдателями на одном и том же прекрасно исследованном виде. Обязано ли это несоответствие случайному стечению обстоятельств, или же здесь проявляются какие-либо методологические пороки, объективно присущие данному направлению исследований?

Второе предположение кажется более вероятным. Достаточно очевидны два главных источника недоразумений: 1) отсутствие четко оговоренных критериев для выделения той категории поведения, которую 2) принято именовать «демонстративным поведением». Последнее рассматривают как последовательность событий одного уровня, а не как иерархически организованную систему (см. Миллер и др., 1962; Dawkins, 1976). Отсюда – чисто логические ошибки в построении типологической классификационной схемы: выделяемые категории широко перекрываются, поскольку некоторые из них целиком входят в состав других.

Для дальнейшего обсуждения важно подчеркнуть, что первый пункт имеет самое непосредственное отношение к сложнейшей проблеме дискретности-континуальности коммуникативного поведения, а второй касается самых общих принципов описания и анализа поведения вообще и коммуникативного поведения в частности. Возникающие здесь методологические и методические трудности будут рассмотрены в двух следующих подразделах обзора. Затем мы попытаемся показать, сколь шаткую основу представляют подсчеты числа демонстраций, выполненные на чисто интуитивной основе, для дальнейших широких построений сравнительно-эволюционного плана.

Проблема выделения и разграничения коммуникативных сигналов

Ретроспективно здесь можно выделить два исторических этапа. На первом этапе (классический период) проблема еще не формулируется явным образом. В качестве главных или единственных коммуникативных сигналов рассматриваются демонстрации, выделение которых из общей канвы поведения и разграничение между ними считается делом интуиции опытного наблюдателя. Демонстрация определяется как ритуализованный, высоко стереотипный комплекс реакций (Moynihan, 1970). Сейчас становится очевидным, что ни один из этих признаков не является достаточно операциональным для отделения «демонстраций» от других категорий поведения. Степень стереотипности требует специальных количественных исследований (Schleidt, 1974), которые на этом раннем этапе почти никогда не проводили. Ритуализованность определяется опосредовано через броскость, экстравагантность реакций. Однако и броскость, и экстравагантность – это оценочные категории, всецело зависящие от субъективной позиции наблюдателя (Панов, 1978: 13–14).

На втором этапе (современный период, 1970–1980-е годы) наблюдается уход от представлений, согласно которым коммуникация осуществляется преимущественно или исключительно на базе демонстраций. В качестве важных коммуникативных сигналов отныне нередко рассматриваются «неритуализованные» и лишенные жесткой стереотипности акты «повседневного» поведения (приближение к партнеру уход от него, даже отсутствие каких-либо действий). Одним из новых направлений, практикующих этот подход, становится анализ парных коммуникаций с применением методов теории информации (Dingle, 1969, 1972; Hazlett, Estabrook, 1974*а*, *б*; Rubinstein, Hazlett, 1974; Steinberg, Conant, 1974; Костина, Панов, 1979; см. также Панов, 1978: 18-20) Такие понятия как демонстрация и ритуал еще сохраняются в лексиконе исследователей, но во многих случаях они не несут специальной концептуальной нагрузки, оказываясь лишь привычными этикетками для стенографического описания событий (Konishi, 1966).

Описанные различия в ориентации исследователей на этих двух этапах не всегда очевидны и требуют для их выявления специального анализа. Так или иначе, главная проблема (еще не осознанная в полной мере на первом этапе и явным образом формулируемая лишь на втором) состоит в следующем: какими должны или могут быть рабочие принципы для выделения и разграничения коммуникативных сигналов, будь то демонстрации или нечто иное? О том, что этот вопрос существовал в скрытой форме уже

на первом этапе, говорят, в частности, беглые замечания Н. Тинбергена об отсутствии серьезных трудностей в распознавании отдельных демонстраций у чаек. Он пишет, что если две разные демонстрации связаны гаммой промежуточных вариантов, то последние наблюдаются много реже, чем сами демонстрации (Tinbergen, 1975). В этом смысле промежуточные варианты выступают здесь в качестве так называемых «краевых категорий» (Parsons, 1937) или «аномалий» (Кун, 1975), которые не существенны для господствующей парадигмы и не требуют специального внимания в рамках этой парадигмы (в данном случае – классической этологической теории поведения).

Однако, как это хорошо показано многими историками науки, рано или поздно наступает момент, когда аномалии начинают привлекать к себе все большее внимание. На первых порах защитники господствующей парадигмы указывают на существование аномалий, хотя и пытаются ввести их в систему представлений «нормальной науки» (Кун, 1975). Нечто похожее мы видим в одной из недавних статей П. Марлера (Marler, 1976). Исследуя вокализацию шимпанзе *Pan troglodytes*, автор рассматривает каталог из 13 «типичных» акустических сигналов. (Важно заметить что более ранний каталог, составленный Дж. ван Лавик-Гудолл, включал в себя 24 сигнала, число которых Марлер редуцировал почти вдвое – см. цитированный источник: 24). Марлер указывает, что 11 из 13 сигналов как бы окружены облаком промежуточных вариантов, число которых неодинаково для разных сигналов и колеблется от 7 до 53% (от частоты суммарного использования «типичного» и промежуточных сигналов). В целом, доля промежуточных сигналов по отношению ко всем использованным сигналам составляет 13%. Эта цифра достаточно велика, чтобы задуматься над ее объяснением, особенно если вспомнить, что в ней скрыты 53% 44% и другие высокие значения встречаемости промежуточных сигналов (см. Marler, 1976: 268).

Несомненной заслугой этой работы Марлера является то, что в ней (в отличие от многих более ранних этологических исследований коммуникации) явление «промежуточных» сигналов не замалчивается, а всесторонне обсуждается в рамках весьма актуальной проблемы «градуальной сигнализации». Однако, поскольку континуум сигналов (градуальная сигнализация) явно не укладывается в схемы классической этологии (основанные на представлении о дискретных сигналах с достаточно четко очерченными «значениями»), Марлер не может уйти от ощущения, что градуальная сигнализация шимпанзе есть в каком-то смысле исключительный случай, присущий лишь немногим, по его мнению – преимущественно нетерриториальным видам приматов.

Хотя сама идея градуальной сигнализации у животных отнюдь не нова (см. Звегинцев, 1968: 168 и далее) и подкрепляется в последние годы многими исследованиями (Панов, 1978; Mairy, 1979*а*, *б*; Klingholz, 1979; Miller, 1979; Bell, 1980; Leger et al., 1980; и др.), позиция Марлера легко объяснима. Вся схема коммуникации в классической этологии базируется на представлении о неразрывном единстве формы и функции коммуникативных сигналов (см. Purton, 1978). В рамках этой концепции привычным и понятным кажется двусторонний обмен сигналами с определенными значениями, тогда как способ приема и различения градуальных сигналов, весьма сходных друг с другом ,требует какого-то принципиально нового объяснения (Marler, 1976: 270 и далее).

Источник этих трудностей лежит, несомненно, в своеобразном функциональном детерминизме (которого мы не раз будем касаться в дальнейшем), явно или неявно отрицающим возможность существования нефункциональных элементов и связей в системе. Фигурально выражаясь, здесь не проводится четкого различия между «движением» (которое может быть неизбежным следствием, эпифеноменом самодовлеющих внутренних процессов в организме) и «действием» (то есть некой акцией ориентированной на внешние события – подробно об этом см. Purton 1978: 655). Если говорить только о вокализации, то, с точки зрения большинства этологов классической школы, невозмож-

ны или весьма маловероятны акустические проявления, не являющиеся значимыми средствами коммуникации, а лишь отражающими те или иные эндогенные процессы в организме, не связанные непосредственно с потребностями общения (типичный пример – осеннее пение мигрирующих птиц; см. также Abs, 1978; Корбут 1982). Иными словами, преобладает явная тенденция объяснить все наблюдаемые явления через их сугубо гипотетические функции, а не на основе биологических структур, вполне доступных непосредственному эмпирическому анализу.

Вопрос о том, построена ли коммуникация животных по дискретному или по континуальному принципу, является одним из самых сложных и интригующих в современной этологии. Эти два принципа не обязательно исключают друг друга, так что задача может иметь и третье решение (например, существование явного хиатуса между двумя группами «сигналов», в каждой из которых последние связаны полной гаммой промежуточных вариантов; см., напр., Watts, 1980; Smith, 1980).

Мы полагаем, что на первом этапе исследований полезно анализировать структуру сигналов (понимая сигнал как любое наблюдаемое физическое событие – Полетаев 1958), независимо от их вероятной коммуникативной функции. Другими словами, имеет смысл отличать «градуальную сигнализацию» от «градуальной коммуникации», вопросу о реальности которой исследователю предстоит заняться в дальнейшем.

Учитывая способ функционирования морфологических систем, генерирующих физические сигналы (будь то двигательные органы, изменение относительного положения которых приводит к появлению различных поз, или голосовой аппарат, порождающий звуковые сигналы, или кожные железы, выделяющие пахучие субстанции), мы с большой вероятностью можем ожидать градуальной сигнализации. Изучение структуры сигналов как таковой представляет собой весьма важную задачу (см. например Kraemer, 1979; Miller, 1979), работа над которой подготавливает твердую почву для дальнейшего изучения сигнализации в действии (прекрасными примерами предлагаемой стратегии являются исследования: Mairy, 1979*а*, *б* и Jurgens, 1979).

Таким образом, в предлагаемой схеме детальный анализ физической структуры сигналов (без обсуждения их возможной коммуникативной функции или значения) предшествует анализу тех же сигналов в контексте взаимодействия особей. На этом втором этапе может оказаться, что сигналы, которые в принципе могут быть выстроены в идеальный континуум, в реальной последовательности поведения располагаются по принципу контрастности (см., напр., Панов и др., 1978). В этом случае можно ожидать дискретную коммуникацию – вопреки явной континуальности сигнальной базы.

Но здесь следует вновь подчеркнуть, что до сих пор мы все еще имели дело с описанием реальной структуры, а не с объяснением ее гипотетической (коммуникативной?) функции. Совершенно не исключено, что биологически значимы лишь некоторые сигналы или комбинации сигналов, тогда как другие представляют собой не более чем информационный шум, своего рода издержки деятельности генератора. То же можно сказать в отношении различных структурных компонентов того или иного сигнала. Так, у некоторых сверчков самки опознают песни самцов своего вида только по параметру межпульсовых интервалов. Другие параметры сигнала (например, число пульсов в серии) оказываются несущественными (Жантиев, 1981). Выделению информативных элементов в звуковых сигналах птиц (в частности, методом предъявления всевозможных синтетических сигналов) посвящена довольно обширная литература (напр., Winderle, 1979; Peters et al., 1980; Shiovitz, Lemon, 1980).

Принципы практического изучения коммуникативной системы в действии, в реальном пространственно-временном континууме подробно изложены в другой нашей работе (Панов, 1978), многие идеи которой широко перекрываются с некоторыми недавними исследованиями в этой области (Schleidt, 1973; Wenner, 1974; Beer, 1975;

Simpson, 1976; Kraemer, 1979; Mairy, 1979*б*; Goldfoot, 1981; Nuechterlein, 1981; van Rhijn, 1981). Одним из основополагающих принципов упомянутой программы исследований является описание системы сигнализации (первый этап из трех разобранных выше) как иерархически организованного комплекса элементов разного структурного уровня.

Иерархический принцип описания структуры сигналов

Одной из первых и весьма важных задач классической этологии было детальное описание поведенческого многообразия на основе полевых наблюдений. Эта задача остается актуальной и сегодня. Однако все более насущным становится вопрос, что и как надо описывать. Как указывает А. Партон (Purton, 1978) любая программа, гласящая «Описывай все что видишь», должна столкнуться с серьезными трудностями на следующей стадии анализа и объяснения материала.

Адекватная методика фиксации наблюдений по необходимости требует определенного отбора данных, существенных для поставленной задачи. Последующая аранжировка этих данных, которая, строго говоря, и представляет собой процедуру научного описания объекта наблюдения, неизменно представляет собой многоплановый и многоступенчатый гносеологический процесс, включающий операции анализа, абстрагирования, отождествления, обозначения и записи (Никитин, 1970: 202). Если же речь идет об описании достаточно сложных объектов системной природы, к числу которых относится и поведение, то вопрос выливается в самостоятельную проблему, не вполне решенную по сей день (Шрейдер, 1975; Щедровицкий, 1976).

Если речь идет об описании сигнализации вида, то главная задача здесь состоит в том, чтобы выделить некие структуры, которые в дальнейшем будут исследоваться с точки зрения их возможной коммуникативной роли. Поскольку об этой роли на данном (первом) этапе деятельности ничего доподлинно неизвестно, при описании и анализе структуры сигналов полезно основываться на физических параметрах сигналов, оставляя в стороне все, что касается гипотетической функции. На практике это значит, что наша классификация сигналов должна быть формальной, а не функциональной (например, «визг», «писк», «ворчание», а не «агрессивный», «тревожный», «бедственный» сигналы – см. Marler, 1976: 244).

По крайней мере в случаях визуальной и вокальной сигнализации многие (если не все без исключения) физические события, априорно рассматриваемые в качестве сигналов, в свою очередь могут быть разложены на составляющие их элементы. Песня соловья состоит из «колен», колена – из нот. Так называемая «поза экстаза» у пингвина Адели включает в себя вертикальную постановку туловища, приподнимание оперения темени («хохол»), своеобразный поворот глазного яблока и, кроме того, специфическую вокализацию («ворчание»). Вопреки мнению Д. Эйнли (Ainley, 1975), который рассматривает хохол, поворот глазного яблока, ворчание и всю позу экстаза как равноценные сигналы (см. выше 2.1А), мы с неизбежностью приходим к выводу, что сигнальный репертуар вида можно и полезно представить себе в виде системы иерархически организованных единиц разного уровня.

Можно спорить о том, является ли иерархическая организация имманентным свойством любой биологической системы (см. Dawkins, 1975), или же это всего лишь весьма удобный в работе способ ее описания. Для нашего изложения важно то, что этот способ описания по необходимости будет всегда условным, поскольку число выделенных уровней определяется постановкой задачи и чисто практическими требованиями. В частности, следует помнить, что модель описания не должна быть чрезмерно детализованной и громоздкой, иначе это может вызывать дополнительные трудности при ее практическом применении (см. Панов, 1978: 37).

Уже при выделении всего лишь двух уровней организации сигналов мы получаем гораздо более строгое описание структуры, нежели при одномерном механическом дроблении поведенческой цепи поведения на отрезки единого уровня. Если, например, в моторной сигнализации птиц различать уровень элементарных движений (поднимание хохла, поворот глазного яблока, взмахивание крыльями и т.д.) и уровень поз (вертикальная поза, сгорбленная поза), то здесь, по крайней мере, есть возможность избежать создания этограмм, находящихся в полном противоречии с основными законами логики классификации. В этом смысле такая простейшая схема оказывается более стройной, более конвенциональной и более пригодной для дальнейших сравнительно-этологических построений.

Одним из примеров такого рода сравнительных исследований коммуникации являются попытки сопоставления количества информации (в битах), передаваемой сигналами разной структурной сложности (Dingle, 1972; Hazlett, Estabrook, 1974 *а*, *б*; и др.). Здесь полученные результаты всецело зависят от единообразия в выборе уровня анализируемых структурных единиц. Например, если анализировать степень разнообразия песни южного соловья *Luscinia megarhynchos*, беря за основу крупные структурные блоки, то мы получим оценку в 5.88 бит. Если же основывать тот же анализ на единицах более низкого уровня, результат будет существенно иным (7.88 бит – см. Панов и др., 1978). Здесь уместно вспомнить точку зрения Дж. Миллера с соавторами (1962), которые считают, что адекватное описание поведения должно быть ориентировано одновременно на несколько уровней его организации (см. также 3.3 А).

Результаты наших исследований сигнализации у птиц (Панов, 1978) показывают, что система визуальных сигнальных средств может быть представлена в качестве многомерного континуума (см. также Miller, 1979). Количество мерностей, образующих *n*-мерное пространство этого континуума, зависит от числа выделенных исследователем «элементарных двигательных актов», из которых строится комбинаторика сигналов более высоких уровней (мы сейчас не касаемся акустических компонентов сигнализации, существование которых еще более усложняет общую картину). Например, систему моторных (визуальных) сигналов у черношейной каменки *Oenanthe finschii* теоретически можно представить в виде 13-мерного континуума. Дальнейшие исследования сигнализации неворобьиных птиц (в частности, речной крачки *Sterna hirundo*) показали несомненную перспективность предложенного подхода. Вопрос о том, в какой мере выполнима чисто формальная задача столь сложного описания, выходит за рамки настоящего обзора (см. Schleidt, 1982).

Описание структуры как основа объяснительных схем

В правильно спланированном научном исследовании описание объекта предшествует его объяснению[6]. При этом качество описания, естественным образом, определяет весомость и научную ценность объяснения. Нет нужды говорить, что успех компилятивной работы, основанной на материалах многих исследователей, обеспечен лишь в том случае, если эти материалы сопоставимы друг с другом в тех аспектах, которые интересуют автора компиляции (термин компиляция мы употребляем в позитивном смысле).

Ниже я приведу лишь два примера, показывающих, что перечисленные здесь условия могут не соблюдаться даже вполне компетентными авторами. Поскольку число исследований, посвященных эволюции коммуникативного поведения, в общем, невелико, можно думать, что приводимые здесь примеры не только удобны для развития нашей темы, но и представляют собой достаточно типичную выборку из работ на данную тему.

[6] Разумеется, подлинно научное описание невозможно «на голом месте». Оно строится с учетом той или иной теории, то есть на основе предшествующего объяснения.

Знакомство с некоторыми другими, самыми недавними исследованиями (например, Andersson, 1980) хорошо подтверждает эту мысль.

В большой программной статье М. Мойнайна (Moynihan, 1970) сделана попытка объяснить, каким образом в. процессе филогенеза естественный отбор удерживает количество «главных» демонстраций у представителей одного класса и разных классов позвоночных примерно на одном уровне. Основная идея работы состоит в том, что при увеличении у данного вида числа демонстраций сверх некой определенной нормы (именуемой «точкой насыщения»), отбор начинает действовать в сторону элиминации некоторых демонстраций. В результате отбор на ритуализацию, ведущий к появлению новых демонстраций, и на деритуализацию, приводящую к уничтожению старых, сбалансированы таким образом, что общее число демонстраций у вида постоянно остается в сравнительно узких пределах – от 15 до 35.

Мы не будем останавливаться на разборе эволюционных аспектов этой схемы, беглая критика которых дана в другой работе (Панов, 1978: 30-32). Гораздо продуктивнее будет рассмотреть вполне доступные непосредственному анализу эмпирические и логические основания, лежащие в основе гипотезы Мойнайна. В качестве исходного материала он приводит перечень 12 видов рыб (4 отряда), 26 видов птиц (5 отрядов) и 24 видов млекопитающих (6 отрядов) с указанием числа «главных» демонстраций у каждого вида (это число варьирует от 10 у трески *Cottus gobio* до 37 у макака резуса *Macaca mulatta*). Хотя сам Мойнайн подчеркивает неизбежные неточности такого списка, он тем не менее считает его вполне репрезентативным в целом. На наш взгляд, с этим нельзя согласиться по ряду причин, которых мы уже бегло касались выше.

Прежде всего, ни одна из приводимых в перечне цифр не может считаться достаточно весомой, поскольку далеко не ясно, что именно в ней суммировано. По мнению автора, эти цифры отражают даже не общее число сигналов в репертуаре вида, а только количество «главных» демонстраций. Отделение их от прочих, «неритуализованных» сигналов есть, по мнению М. Мойнайна, дело интуиции опытного этолога (Moynihan, 1970: 90). Нельзя не видеть всей слабости этой позиции: два опытных этолога, один из которых занимается акустическим поведением птиц, а другой изучает визуальную коммуникацию рыб, едва ли дадут одинаковые оценки числа главных визуальных демонстраций у землеройки или лемура (см. также Beer, 1975: 49).

Невозможность объективных оценок подтверждается сопоставлением цифр, полученных на двух близкородственных видах двумя более чем квалифицированными этологами, работающими в разных традициях. Так, по данным К. Лоренца (1951), число «главных демонстраций» у кряквы *Anas platyrhynchos* равно 19, а по исследованиям Ф. МакКинни (McKinney, 1962), соответствующая цифра для чирка-свистунка *Anas crecca* составляет 26. Разница такая же, как при сравнении тиляпии *Chemichromis bimaculatuus* (рыба) с игрунками *Callitrix jaccus* (приматы) или танагра *Ramphocelus dimidiatus* (птица) с северным оленем *Rangifer tarandus*. Хотя задача Мойнайна и состоит в том, чтобы показать и объяснить нечто подобное, приведенные цифры не могут не шокировать опытного этолога. Пикантность ситуации усугубляется тем, что каждая из приведенных цифр являет собой сумму числа «главных» визуальных демонстраций и акустических сигналов. Не ясно, как производится отбор последних, поскольку все они, по мнению М. Мойнайна, представляют собой «демонстрации« (Moynihan, 1970: 86, 99 и др.).

Мы полагаем, что сказали достаточно для того, чтобы показать бесплодность любой, даже самой остроумной теории, построенной на столь шаткой эмпирической и логической основе. Однако история с перечнем Мойнайна еще не закончена. В 1975 г. видный социобиолог Э. Уилсон положил ее в основу другой теории, в каком-то смысле полностью противоречащей гипотезе самого Мойнайна. Идея Уилсона более тривиаль-

на и состоит в том, что в процессе филогенеза количество демонстраций в репертуаре видов должно постепенно увеличиваться. Не обратив должного внимания на примечания Мойнайна к его таблице, в которой подчеркивается заниженность числа демонстраций у всех видов рыб (которых исследовали в аквариумах), Уилсон утверждает, что у рыб демонстраций в среднем меньше, чем у птиц, а у птиц в среднем меньше, чем у млекопитающих. Так появляются еще и средние цифры, выведенные из совершенно субъективных первичных подсчетов.

Здесь можно задать вопрос, в чем же глубокие корни такого рода заблуждений. Мы полагаем, что их главная причина – в ложном представлении, согласно которому существует возможность задать сигнальный репертуар вида в виде простого перечня «демонстраций» или каких-либо иных сигнальных средств. А. Партон (Purton, 1979) четко сформулировал логические основания, отрицающие познавательную полезность такого рода перечней. Источник неизбежных здесь ошибок лежит в присущем традиционному этологическому подходу смешении структурных, причинных и функциональных критериев при выделении и классификации предполагаемых единиц коммуникации.

Модели объяснения механизмов коммуникации в этологии

Категории «структура», «причина» и «функция» в анализе коммуникации животных

Анализ физической структуры видового сигнального репертуара осуществляется на стадии его описания. При этом мы тем или иным способом разбиваем спектр известных нам сигналов на классы по принципу сходства и различий в их физических характеристиках. Дальнейшее относится уже к сфере объяснения. Если задача состоит в выяснении коммуникативной значимости выделенных сигналов и их классов, то исследователь прибегает к функциональным объяснениям, относящимся к разряду следственных объяснений. Существенно иная группа объяснений – это причинные объяснения, направленные на выявление физиологических коррелятов данного сигнала (таких, например, как гормональный контроль) или возможных эволюционных путей становления коммуникации (генетические объяснения[7]).

Хотя необходимость четкого разграничения структурных (формальных), функциональных и причинных категорий неоднократно подчеркивалась многими авторами (напр., Tinbergen, 1963; Хайнд, 1975), на деле этот рецепт выполняется далеко не всегда (в качестве типичных примеров см. Kitchen, Bromley, 1974; Stahlberg, 1974; Post, Greenlaw, 1975; Akesson, Raveling, 1982). Более того, в последние годы становится правилом определять биологическую функцию через гипотетические механизмы ее эволюционного становления (Hinde, 1975; Мейнард Смит, 1976: 159).

Смешение формальных, функциональных и причинных категорий является одним из самых тяжелых пороков этологической концепции демонстраций. По словам Партона (Purton 1978: 656), обычным является случай, когда о некоем элементе поведения говорится как «... о наклоне головы, который представляет собой демонстрацию с функцией вызвать уход оппонента, а также агрессивно мотивированную демонстрацию – в том смысле, что агрессивно мотивированное поведение – это поведение, причинно обусловленное теми же механизмами, которые вместе с тем причинно обусловливают нападения, драку с противником и т.д.».

Легко согласиться с Партоном в том отношении, что категория демонстраций – это исходно функциональная категория. Разграничивая демонстрации по признаку их физической формы, следует помнить, что один и тот же сигнал (демонстрация) может

[7] От слова генезис, а не генетика.

выполнять разные коммуникативные функции (Beer, 1976; Johnston, 1977; Bell, 1980; Brady, 1981; Nuecherlein, 1981; Sparling, 1981) и что разные демонстрации могут выполнять одну и ту же функцию в разное время. Это значит, что при попытке задать систему сигнальных средств списком демонстраций, мы должны составить по крайней мере два разных списка: один – по формальным и другой – по функциональным признакам. Вероятно, можно попытаться совместить подобные списки в форме матриц, но не в виде некоего единого перечня демонстраций. В последнем случае мы неизбежно получим неудовлетворительный результат, примером которого и служит цитированная выше работа М. Мойнайна (см. 2.1Г).

Сходные выводы несколько по-иному аргументированы в работе С. Бира (Beer, 1975: 49–51). Он критикует разобранные нами построения Мойнайна за то, что тот рассматривает демонстрацию как чисто формальную, а не как функциональную категорию[8]. Подчеркивая мультифункциональность тех коммуникативных сигналов, которые принято именовать демонстрациями, Бир указывает также на иерархический характер организации коммуникативных функций. Например, песня самца зяблика одновременно выполняет функцию охраны территории (функция первого порядка), рассредоточения пар (функция второго порядка) и регуляции плотности популяции (функция третьего порядка) (по этому поводу см. также Панов, 1978: 42–43; 1982*б*: 3.6.2).

По мнению Бира, коммуникативная система вида должна рассматриваться как сложная многоуровневая, иерархически организованная система, которую именно в силу ее системного характера невозможно описать через статичный перечень элементов (демонстраций). Этот автор подчеркивает, что типологический подход в этологии (основанный на принципе функциональной автономии жестко разграниченных коммуникативных сигналов) столь же ограничен и малопродуктивен, как и типологический подход в систематике и теории эволюции (см. Майр, 1968: 20).

Функциональный подход: проблема значения сигналов

Исходным моментом всей концепции коммуникативного поведения в классической этологии является представление о необходимости «разборчивости» сигнала для особи-приемника. По словам М. Мойнайна (Moynihan, 1970: 86), «...ясность, точность и интенсивность трансляции должны быть полезным качеством или характеристикой любого сигнала. Все это должно обеспечивать условие, что сигнал не может остаться незамеченным или нераспознанным. Это условие может быть наиболее легко выполнено путем формирования демонстраций выразительными (экстравагантными), стереотипными и четко отличимыми от всех других форм поведения. Иными словами это может быть достигнуто путем ритуализации сигнала, делающей его демонстрацией».

Сегодня эту точку зрения нельзя считать общепризнанной среди исследователей поведения и коммуникации. Ей можно противопоставить целый ряд возражений как теоретического, так и эмпирического характера. Рассмотрим очень коротко лишь некоторые из них.

1. Анализируемые положения опираются на фундамент классических представлений о демонстрациях, как о результате конфликта «унитарных побуждений» (к нападению, бегству, спариванию). Эти построения чрезмерно схематичны и не отражают истинной сложности явлений мотивации (Hinde, 1959*a*; Хайнд, 1963; Slater, 1974; Fentress, 1976; противоположную точку зрения см. Baerends, 1975). Кроме того, логику рассматриваемых классических построений нельзя признать вполне последовательной. Конфликт побуждений разной интенсивности должен приводить к континууму демонстра-

---

[8] С нашей точки зрения, в чисто формальную внешне систему классификации Мойнайна функциональные и причинные критерии введены имплицитно (неявным образом).

ций, то есть к отсутствию их стереотипности и, следовательно, к «двусмысленности» с точки зрения особи-приемника (см. ниже, пункт 3).

2. Из только что сказанного естественно вытекает явление семантической полифункциональности сигнала, которая подчас столь всеобъемлюща, что приводит к почти полной его вырожденности (Панов, 1978). Пример – некоторые элементы звуковой сигнализации у птиц, столь инвариантные по отношению к сезонам и к разным типам активности, что их описание фигурирует в кратких полевых определителях в качестве не менее устойчивого видового признака, чем морфологические особенности и окраска.

3. Сами этологи классической школы не отрицают, что явление градуальной сигнализации не вполне укладывается в привычную картину коммуникации как обмена четко различающимися сигналами (см. 2.1Б). Вполне тривиален случай высоко согласованного поведения особей, не требующего обмена стереотипными сигналами с какими-либо фиксированными «значениями» (явление имитации – в самом широком смысле, социального облегчения и т.д.). Если одновременно с этим со стороны участников взаимодействия наблюдаются акты демонстративного поведения, их далеко не всегда удается связать с целенаправленным поведением, обеспечивающим адекватный исход взаимодействия (Иваницкий, 1982).

5. Такие понятия как «ясность», «точность» и «экстравагантность» сигналов, весьма существенные в критикуемой системе взглядов, не только абсолютно субъективны, но и мало операциональны в практической работе. Было показано, что отсутствие четко различимых наблюдателем сигналов не препятствует передаче весьма дифференцированных сообщений у высших приматов (Menzel, 1971). Из этого факта можно сделать вывод, что критерий броскости сигнала не обязателен для осуществления коммуникации, или же утверждать, что животные обладают иными, чем наблюдатель, критериями оценки происходящего. В последнем случае мы не продвинемся ни на шаг вперед, пока не займемся вплотную исследованием этих различий в восприятии человека и животных.

Здесь возникает чисто практический вопрос: какова должна быть стратегия исследования, посвященного попыткам выявить «значение», «смысл» или «семантическое содержание сигнала»? (см. Smith 1981). Для начала необходимо сказать, что стратегия поиска и полученные результаты в огромной мере предопределены принадлежностью исследователя к той или иной школе. Этолог классического направления едва ли сможет в своем анализе семантики коммуникативных отношений полностью порвать с критикуемыми здесь представлениями, даже если для согласования их с эмпирическими данными требуется введение новых допущений – не только достаточно произвольных, но и находящихся в известном противоречии с исходной, оберегаемой автором концепцией. Например, Марлер (Marler, 1970 1976; см. 2.1.Б) пытается объяснить явление градуальной сигнализации в плане еще большей информативности, обеспечиваемой большой вариабельностью сигналов. Для подтверждения этой точки зрения в одной из последних работ этого автора (Green, Marler, 1979) проводятся широкие (и, на наш взгляд, неоправданные) аналогии между коммуникацией животных и языком человека (критику этой позиции см., в частности, Leroy, 1979; Панов, 1980).

Основой всех построений такого рода служит понимание коммуникации животных как диалога, основанного на обмене семантически индивидуализированными, дискретными сигналами низких иерархических уровней типа демонстраций. В самой грубой схеме, при встрече двух особей доминант воспроизводит сигнал (или демонстрацию) угрозы, в ответ на что подчиненная особь принимает позу подчинения. Это сдерживает

[9] Это обстоятельство вносит дополнительные трудности в семантический анализ коммуникации. Едва ли их можно преодолеть, сказав, например, что 45% сообщений транслируется через визуальный канал, 41% – через тактильный и 14% через акустический (см. Chevalier-Skolnikoff, 1974).

нападение доминанта и ведет к дальнейшему закреплению статуса оппонентов. Логические слабости разграничения категорий угрожающих и умиротворяющих демонстраций детально разобраны Партоном (Purton, 1978: 662-665) с использованием так называемой «кластер-концепции» (см. Putnam, 1966).

К аргументации Партона можно добавить, что некий сигнал можно квалифицировать как угрожающий или умиротворяющий лишь в том случае, если для наблюдателя очевиден исход взаимодействия (что на практике является скорее исключением, чем правилом). Обычно взаимодействие двух особей (мы не берем гораздо более трудный случай взаимодействия с участием трех и более коммуникантов) представляет собой длительный процесс, идущий с переменным успехом и с использованием большого числа сигналов разных модальностей (Johnson, 1977; Goldfoot, 1981)[9] . В этих условиях обычно не может быть и речи о каком-либо обмене изолированными друг от друга сигналами, каждый из которых обладает вполне определенным «значением».

На наш взгляд, гораздо более перспективен принципиально иной подход к анализу коммуникации животных. Мы понимаем ее как длительный процесс континуальной настройки каждого из коммуникантов на поведение партнера (Панов, 1978). На некоторых этапах действия коммуникантов в значительной степени автономны и определяются эндогенными факторами (Slater, 1973; Halliday, 1975). На других этапах поведение оказывается более согласованным. В целом, коммуникация выступает как стохастический процесс, для которого характерна огромная избыточность средств. Единицами коммуникации здесь оказываются не элементарные сигналы уровня телодвижений или демонстрации, а длинные поведенческие цепи, построенные иногда из дискретных, иногда – из континуальных сигналов.

Сами по себе эти сигналы в большинстве своем предельно вырождены и не несут сколько-нибудь определенного значения. Они оказываются значимыми лишь в цепи событий, происходящих в реальном времени и ориентированных на определенным образом упорядоченные (в ходе предыдущих взаимодействий) пространственные координаты. Сходные идеи высказаны в ряде других работ (Schleidt, 1973, 1974, 1982; Simpson, 1973; Wenner, 1974). Отрабатываются методические принципы и алгоритмы анализа коммуникации, понимаемой в таком аспекте (Van den Berken, Cools, 1980).

Причинно-генетический подход: эволюция коммуникативного поведения

Существование популяции немыслимо в отсутствие информационных связей между особями. Поэтому неудивительно, что вполне эффективная и достаточно дифференцированная химическая коммуникация существует уже у простейших (Bonner, 1969). Рассматривая дальнейшую эволюцию как процесс дифференциации морфологических структур, сопровождаемой параллельной дифференциацией функций (в том числе и поведения), мы должны в качестве неизбежного следствия ожидать увеличения разнообразия сигнальных средств. Поступательное развитие моторных, сенсорных и рецепторных систем приводит к параллельному использованию в качестве каналов связи разных модальностей в различных сочетаниях. Например, у хвостатых амфибий основными каналами связи оказываются зрительный и химический, а у бесхвостых – зрительный и звуковой (Madison, 1977).

Важнейшим, если не главным звеном внутривидовой коммуникации является взаимная ориентация особей на такие сигналы, которые можно считать побочным результатом основных процессов жизнедеятельности (Tavolga, 1974). У комаров звуки, производимые крыльями летящего самца, служат сигналом, привлекающим самок (Жантиев 1979). Всевозможные полости тела млекопитающих являются благоприятным убежищем для бактерий. Бактериальная флора, развивающаяся во влагалище самок макака резуса *Macaca mulatta*, оказывается медиатором химических сигналов,

действующих по типу полового феромона (Albon et al., 1977). Понятно, что происхождение такого рода сигналов может быть выяснено в рамках эволюционной морфологии и экологии, и не требует специальных этологических подходов. Для этолога проблема состоит скорее в том, каким образом формируется способность адекватно принимать эти сигналы.

Вместе с тем, на всех этапах филогенетического развития мы обнаруживаем некие морфологические структуры и формы поведения, которые не кажутся связанными непосредственно с поддержанием собственного существования особей. Таковы, например, резонаторы самцов бесхвостых амфибий и беседки птиц-шалашников Ptilonorhynchidae. Интуитивное желание приписать этим явлениям чисто сигнальную функцию может быть подкреплено как прямыми наблюдениями, так и экспериментально. Однако дело не всегда обстоит столь благополучно. Остается спорным вопрос, можно ли объяснить все немыслимое разнообразие форм, красок, звуков и запахов в животном мире одними лишь потребностями внутривидовой и межвидовой (мимикрия, апосемангическое поведение) коммуникации. Даже в том случае, если функция данной структуры представляется очевидной, сплошь и рядом вызывает удивление явно гипертрофированное, эксцессивное развитие структуры (обзор по ископаемым рептилиям см. Давиташвили, 1961). У птиц с очень длинной трахеей, дающей многочисленные петли, эта особенность рассматривается как резонирующее устройство; однако если длина трахеи более чем вдвое превышает длину самой птицы (Дементьев 1940: 273), явление может показаться труднообъяснимым для этолога-эволюциониста.

В попытках объяснить происхождение подобных структур и их возможных функций было высказано немало гипотез. Среди них упомянем теорию полового отбора Ч. Дарвина (1871), согласно которой экстравагантные морфологические структуры и формы поведения самцов вырабатываются в результате выбора самками наиболее красивых, громкоголосых, и т.д. партнеров. Иными словами движущим моментом развития здесь служат внутривидовые отношения. В другой концепции, основанной на идее изолирующих механизмов, дивергенция сигналов обязана их отбору на несходство у близких видов и, таким образом, во главу угла ставятся межвидовые отношения. Не останавливаясь на этих двух точках зрения, не получивших всеобщего признания (обзоры: Давиташвили, 1961; Панов, 1968; см. также Davison, 1981), обратимся к третьей точке зрения – концепции ритуализации (КР), которая во многих моментах перекликается с двумя предыдущими (см. Hinde, 1959*б*; Hazlett, 1972; Molenock, 1975).

Ритуализацию понимают как эволюционный процесс формирования структур, выполняющих сугубо коммуникативную функцию и возникающих на основе ранее существовавших структур, не обладавших этой функцией или выполнявших ее лишь факультативно (Selous, 1901; Huxley, 1923; Tinbergen, 1952). «Движение можно считать ритуализованным только в том случае если ... оно претерпело преобразования *под давлением отбора*, *улучшившего его коммуникативную эффективность*» (Hazlett, 1972; курсив мой – Е.П.). В этой работе говорится не только о ритуализации визуальных и акустических сигналов, но также тактильных и химических (сходную точку зрения см.: Quay, 1977).

Таким образом, КР затрагивает лишь такие эволюционные преобразования коммуникации, которые связаны с ее улучшением путем селекции «менее двусмысленных» сигналов в ущерб «более двусмысленным» (Hazlett 1972: 97). Уже в этом проявляется известная узость КР, претендующей на роль универсального принципа в объяснении эволюции коммуникации.

---

[10] Сюда отчасти примыкает вопрос о, энергетической стоимости территориального поведения, которому посвящена большая серия работ по нектароядным видам птиц (см. например Evald, Carpenter, 1978; Pyke, 1979).

Следует заметить, что в системе взглядов классической этологии КР логически непротиворечива, и в этом смысле вполне оправдана. Если же анализировать ее с более широких позиций, сразу возникает вопрос о степени операциональности таких, например, понятий как «улучшение» коммуникации и устранение «двусмысленности» сигнала. По замечанию Т. Добржанского в лексиконе ученого не должно быть места словам «хорошо» и «плохо» (цитировано по: Simpson, 1941). Но даже заменив слово «улучшение» термином «увеличение эффективности», мы не избавляемся от бросающейся в глаза неопределенности этих оценочных категорий. Если не вводить явным образом критериев для оценки эффективности коммуникации (проблема, по-видимому, не только не решенная, но и едва ли поставленная в этологии)[10], легко утверждать, что коммуникация у почвенных амеб (Bonner, 1969) столь же эффективна, как и у шимпанзе, или даже более эффективна – ввиду меньшего числа сигналов, действующих с механической точностью и с минимумом информативного шума (неизбежно возникающего при использовании в общении континуальных сигналов нескольких разных модальностей). Здесь мы сталкиваемся со всеми сложностями трактовок общей проблемы прогрессивного развития в живой природе (см. Яблоков, 1969).

Говоря об эффективности коммуникации, можно иметь в виду два принципиально разных явления. Это, во-первых, усиление чисто физического эффекта – например увеличение дальности действия звукового сигнала за счет поступательного развития звукоизлучающих систем и резонаторов. Во-вторых – дифференциация содержания транслируемых сообщений и выработка у особи-приемника способности их адекватного распознавания. Мы полагаем, что КР достаточно правдоподобна для объяснения первого ряда явлений, но сталкивается с серьезными трудностями в применении ко второму. Чтобы развить эту мысль, требуется, несомненно, гораздо более развернутая аргументация, чем содержание предыдущих разделов этого обзора. Но за неимением места наши доводы могут быть здесь лишь весьма схематичными и упрощенными (детальное изложение нашей позиции см. Панов, 1978)[11].

Благополучие видов с половым размножением всецело зависит от успешной встречи половых партнеров. В этом смысле отбор, по-видимому, будет благоприятствовать всякой инновации, которая увеличивает дальность действия видовых опознавательных сигналов (см. Cherfas, 1979). Что касается всех прочих коммуникативных контекстов, возникающих в деме, то они могут обслуживаться или одним и тем же «маяковым» сигналом, варьирующим чисто модификационно (например на основе запечатления и обучения, как это происходит с песнями многих видов птиц) или с использованием немногих других столь же или даже менее вариабельных сигналов. Последние в своем становлении могут быть коррелятивно связаны с первым или друг с другом, и совсем не обязательно должны эволюционировать как самостоятельные генетически детерминированные сущности, каждая из которых подвергается независимым давлениям отбора (о явлениях системных корреляций см. Шмальгаузен, 1946; Gould, Levontin, 1979).

В основе затронутых выше адаптационистских взглядов лежит наивный генетический атомизм, который имеет очень мало общего с истинным положением вещей. Несколько перефразируя слова С.В. Мейена (1975: 89), можно сказать, что отбору не под силу заниматься мелочной опекой каждого отдельного сигнала. При этом не следует упускать из виду, что наши процедуры выделения сигналов в значительной степени условны. Именно поэтому там, где один исследователь видит, скажем, 24 сигнала, другой выделяет только 13 (Marler 1976; см. 2.1Б).

Рассмотрим коротко лишь два случая, которые принято считать своего рода парадными примерами ритуализации. У манящих крабов рода *Uca* самец привлекает самку

---

[12] См. статью под № 29 в этом сборнике.

к своей норе, размахивая в воздухе гипертрофированной по размерам и контрастно окрашенной клешней (вторая маленькая клешня служит крабу при кормлении и не участвует в сигнальных движениях). Приближающуюся самку краб хватает «за руку» и уводит в свою норку. Но тог же самый флажный код хозяин норы использует для ее охраны от прочих самцов, а при сближении противников гипертрофированная клешня захватывает клешню оппонента и служит для борьбы с ним. Нам кажется естественным видеть в этих двух последовательностях событий одну форму поведения, используемую по-разному в зависимости от обстоятельств. Иначе думает Б. Хазлетт (Hazlett, 1972), который считает размахивание клешней визуальным агонистически-сексуальным ритуализованным сигналом, а захват клешни соперника – другим, тактильным агонистическим ритуализованным сигналом. Несомненное сходство сигналов, адресуемых хозяином территории и самцам и самкам своего вида вполне объяснимо, если рассматривать охрану территории как один из возможных способов обеспечения надежной встречи половых партнеров в условиях изоляции от конкурентов.

Поэтому не вызывает удивления, что процесс ритуализации (или какой-либо иной) привел к выработке универсального сигнала (или комплекса сигналов) привлечение-отпугивание, а не двух контрастирующих друг с другом сигналов, которые по логике приверженцев КР должны были бы более эффективно обслуживать два существенно разных типа взаимодействий (полового и антагонистического). Между тем, ни самцы, ни самки краба не испытывают, по-видимому, каких-либо затруднений в трактовке такого универсального сигнала с двумя взаимно уничтожающимися, казалось бы, значениями» (да–нет) или, по сути дела, вообще лишенного значения вне конкретного контекста.

У австралийского атласного шалашника *Ptilonorhynchus violaceus* (Aves) мы находим один из самых поразительных случаев брачного ритуала во всем животном мире. Самец строит из ветвей и травы шалаш высотой до 2 м, покоящийся на плетеном мате со своеобразными парапетами. Стенки шалаша самец украшает цветами, раковинами, костями и раскрашивает соком плодов, наносимым на субстрат с помощью особой кисти, изготовляемой хозяином сооружения из размочаленной на конце палочки. Вместе с тем, как указывает Дж. Диамонд (Diamond, 1982), брачные и агрессивные демонстрации самца, рекламирующего свой шалаш, настолько сходны, что самки сталкиваются с большими трудностями во время свиданий около беседки, которые лишь редко заканчиваются копуляцией. Самец нередко пытается изгнать самку, приближающуюся к шалашу, а в случае завершения копуляции та обычно настолько психически травмирована, что с большим трудом покидает место встречи.

Заметим, что в данном случае не вполне сбывается одно из главных предсказаний КР, согласно которому за счет ритуализации взаимоотношения коммуникантов должны оптимизироваться. Как полагают, это в частности должно заключаться в том, что у видов с ритуализованным поведением (в отличие от тех коммуникация которых не ритуализована) конфликты редко ведут к смерти или к травмированию соперника (см., напр., Kramer, 1972; экспериментальные доказательства: Hazlett 1972). Гипотеза КР сформулирована в столь общей и нестрогой форме, что едва ли может быть тестирована на обширном эмпирическом материале. Дж. Мэйнард Смит (1981) попытался вместо этого построить чисто формальную модель эволюции конвенциональных отношений у животных (так называемая «теория устойчивой эволюционной стратегии»), которая была подвергнута серьезной критике в ряде недавних работ (напр., Waser, Wiley, 1979; Caryl, 1981).

Хотя КР сыграла важную эвристическую роль в период становления классической этологической теории и синтетической теории эволюции, с тех пор на протяжении по крайней мере 30 лет она не обогатилась ничем истинно новым (если не считать «принципа деритуализации» Мойнайна, который трудно признать удачным) и сегодня остается практически в том же виде, как и в момент своего создания. Вероятно, этим объ-

ясняется несомненный спад интереса исследователей к явлению ритуализации в последние годы. Становится все более очевидным, что КР не может уже претендовать на роль единственного или главного принципа в объяснении эволюции коммуникации.

Мы полагаем, что основными пороками КР являются, во-первых, ее в целом умозрительный характер (что затрудняет строгое тестирование КР) и, во-вторых, лежащие в ее основе чисто типологические представления о коммуникативной системе как о простой сумме генетически фиксированных структурно-функциональных единиц (см. 2.1. Г).

Очевидно, рождение новых перспективных подходов к изучению эволюции коммуникации возможно лишь на основе адекватного понимания механизмов коммуникативного поведения, доступных сегодня непредвзятому научному анализу. Эта стратегия позволит выйти из порочного круга, в котором механизмы коммуникации объясняются через гипотетическую историю их становления (ритуализацию), а она, в свою очередь, – через сугубо ритуальный характер коммуникации. Стоит заметить, что иной, интересный и перспективный путь к адекватному описанию и анализу коммуникативного поведения показан в ряде исследований последнего десятилетия, среди которых отметим в первую очередь работы В. Шлейдта (Schleidt, 1973, 1974, 1982).

В основе его построений лежит критика ранних представлений о стереотипности сигнала (которая в рамках КР является собой главный критерий его разборчивости). Сугубо интуитивным оценкам степени стереотипности автор противопоставляет логический анализ системного объекта, каковым является даже сравнительно простой вокальный сигнал, а также строгие количественные опенки регулярности присутствия отдельных элементов сигнала в популяции данных сигналов (воспроизведенных одной особью или многими особями), степени связанности этих элементов друг с другом и вариабельности многих параметров каждого элемента. В. Шлейдт приходит к выводу об отсутствии однозначной связи между строгой стереотипностью сигнала и его коммуникативной эффективностью. Высокая вариабельность сигнала (которую мы находим в частности в песнях птиц) может повышать, а не снижать эффективность коммуникации. Эта мысль согласуется с увеличением разнообразия акустической сигнализации у высших позвоночных (птиц и млекопитающих) по сравнению с низшими (бесхвостые амфибии) и с насекомыми (прямокрылые и др.).

Подчеркивая способность животных реагировать на длинные ряды сигналов, как бы аккумулируя предшествующие события, В. Шлейдт переносит акценты с анализа одиночного сигнала на анализ их длинных последовательностей. В этой связи особую важность приобретает исследование повторяемости сигналов и изучение роли избыточности как фактора обеспечения надежности трансляции (см. также Slater, 1973).

Понимание коммуникации как длительного процесса, развертывающегося во времени и в социально организованном пространстве – это своего рода «популяционистский» подход в изучении коммуникации животных, отвечающий духу времени и, несомненно, противостоящий типологическому подходу, трактующему коммуникацию как диалоговый обмен стереотипными дискретными сигналами. Этот новый «процессуальный» подход к анализу коммуникации животных дает сегодня ростки в самых различных отраслях современной этологии (Simpson, 1973; Slater, 1973; Wenner, 1974; Halliday, 1975; Панов, 1978; Van Der Berken, Cools, 1980) и тем самым намечает возможности плодотворного синтеза между изучением коммуникативных систем и анализом долговременных социальных процессов в популяциях животных.

1.3. Социальное поведение и его организующая роль в популяции

Одно из главных направлений современной этологии, сложившееся в основном в последние 20 лет, сосредоточило свои усилия на выяснении взаимосвязей между аутэ-

кологией вида, его популяционной экологией и той категорией поведения, которая обеспечивает взаимосвязи между особями в популяции и обозначается как социальное поведение. Это комплексное направление получило название социоэтологии (Crook, 1970*б*). По мнению этого автора, в социоэтологии можно выделить три тесно взаимосвязанных раздела: 1) социоэкология, исследующая соотношения между аутэкопогией вида и способами организации его популяций; 2) социодемография, занятая изучением поло-возрастной структуры популяции и ее роли в динамике численности; 3) изучение социального процесса в целом и тех его особенностей, которые создают почву для социально обусловленной селективной смертности (социальный отбор). Хорошо видно, что тематики названных разделов широко перекрываются, давая возможность рассмотреть одно и то же явление с разных точек зрения.

В середине 1960-х годов начало оформляться другое направление в исследовании биосоциальности, именно социобиология. В отличие от социоэкологии, здесь основные акценты перенесены с экологической проблематики на эволюционно-генетическую. Для объяснения становления социальности выдвинут целый ряд дедуктивных формально-логических моделей (эволюции альтруизма путем родственного отбора, эволюции реципрокного альтруизма, манипуляции родительским вкладом и т.д.), основанных на теоремах математической генетики. Изложение этих взглядов см.: Hamilton, 1964; Trivers, 1972; Alexander, 1974; Wilson, 1975; Vehrencamp, 1979; Дьюсбери, 1981; Мэйнард Смит, 1981, их критику: см.: Гаузе, Карпинская, 1978; Gould, 1978; Sade, 1980; Панов 1982, 1983; данный обзор – 3.3.

Социальное поведение, обеспечивая взаимосвязь особей в популяции, объединяет множество индивидов в некое единство, обладающее свойствами системы. Эта система именуется разными авторами популяционной, социальной, социо-демографической, самовоспроизводящейся (breeding) и т.д. Все эти термины, являются, по существу, синонимами, хотя и подчеркивают разные аспекты явления.

В рамках системы полезно разграничивать категории структуры и организации. Под структурой попупяционной системы мы понимаем способ членения популяции на группировки более низких уровней, обладающие определенным демографическим составом и так или иначе размещенные друг относительно друга в пространстве. Примерами могут служить моногамные семьи (самец, самка и их детеныши одного или нескольких поколений), относительно равномерно размещенные в пространстве по взаимоисключающим территориям, или же группы, включающие многих особей каждого пола и возраста, живущие на широко перекрывающихся участках обитания. Фигурально выражаясь, структура – это одномоментный срез через систему, отражающий ее статику (Малиновский, 1970). Множество последовательных временных срезов дают динамическую картину, позволяющую перейти к описанию организации. Организация – это способы взаимодействия структурных единиц разного уровня друг с другом: их взаимное притяжение, отталкивание, вытеснение одних другими и т.д.[11] Эти взаимодействия могут быть как непосредственными (собственно коммуникация), так и опосредованными. В последнем случае наблюдаемый исследователем результат (например, вытеснение одной группировки другой) может быть следствием событий, существенно удаленных в пространстве и во времени от непосредственно исследуемой ситуации – например исходом взаимодействия группы-узурпатора с другими ее соседями (см., напр., Vanderbergh, 1967; Morrison, Menzel, 1972).

[11] Описание своеобразия связей между элементами данной системы выявляет те ограничения, которые налагаются на все пространство возможностей при осуществлении подобных связей. Если возможны все без исключения варианты связей, то организация, в строгом смысле слова, отсутствует. Отсюда можно понимать организацию, как спектр ограничений или запретов, налагаемых на отношения между структурными элементами системы (Эшби, 1966).

Следует заметить, что словосочетание «этологическая структура», традиционно используемое в русскоязычной литературе, является стенографическим ярлыком для всего круга затронутых выше явлений. Хотя этимологически оно апеллирует к структуре, в действительности здесь речь идет также и об организации популяционных систем средствами социального поведения. В этом смысле, на наш взгляд, неоправданно рассмотрение в одном ряду в качестве более или менее равнозначных категорий понятий поло-возрастная (демографическая), пространственная и этологическая структуры. Две первые категории целиком входят в состав третьей.

Проблемы описания и классификации социо-демографических систем

Вероятно, нет необходимости доказывать что классификация, как способ упорядочения накопленных и вновь поступающих данных, есть основа не только всякой науки, но и любой рациональной деятельности. «Классификация является, пожалуй, основной процедурой, посредством которой мы вносим некоторый порядок и связность в обильный поток информации из реального мира. Группируя данные чувственного восприятия в классы или «множества», мы преобразуем массу громоздкой информации, делая ее более обозримой и пригодной для дальнейшего обобщения» (Харвей, 1974). В зависимости от задачи исследователя, классификация может служить также для поиска фактов, из которых мы намерены построить гипотезу или же для упорядочивания фактов ради проверки уже существующих гипотез. Таким образом, классификация являет собой начальную точку и кульминацию научного исследования (там же).

Построение работоспособной классификации требует знакомства с общими принципами систематики (см. например Любищев, 1972; Красилов, 1975). Один из них состоит в том, что полезная классификация может быть построена лишь при условии ясного осознания задачи, стоящей перед исследователем. Поскольку число задач в принципе неисчерпаемо, одни и те же объекты могут быть аранжированы в самые различные классификационные схемы. Не только бесполезно, но и воистину нереалистично требовать раз и навсегда заданной классификации. Есть только одна вещь, которая хуже, чем слишком часто меняющиеся классификации – это классификация, которая никогда не меняется, даже если ясно, что она совсем не отвечает новым условиям (Харвей, 1974).

Вероятно, полезно различать общие классификации, предназначенные для широкого использования исследователями, работающими в рамках данной дисциплины (в нашем случае – социоэтологии), и частные классификации, предназначенные для специальных целей. Примером первой может служить классификация социальных систем Э. Уилсона (Wilson, 1975), выделяющего такие крупные классы как «одиночный образ жизни», «семисоциальность», «парасоциальность», «квазисоциальность» и «эусоциальность». Примером специальной классификации может служить схема Дж. Брауна (Brown, 1978), в которой упорядочены различные случаи коммунальных ячеек у птиц (см. ниже).

Можно назвать много других общих (Wilson, 1975; Шилов, 1977; Рощевский, 1978) и частных (Breder, Rosen, 1966; Eisenberg, 1966; Struhsaker, 1969; Wilson, 1971; Estes, 1974; Pitelka et al., 1974) схем классификации социальных систем в цепом или их отдельных подсистем – например, пространственного структурирования (Hinde, 1956; Brown, Orians, 1970) или половых и семейных связей (Jenni, 1974; Wittenberger, 1978). Однако легко видеть, что существующие общие схемы слишком общи, чтобы их можно было использовать в практике повседневной работы (например, схема Alexander, 1974: 327, в основу которой положен критерий родственных связей). Напротив, частные классификации обычно охватывают слишком узкий круг явлений (данные по одному так-

сону уровня семейства, отряда или класса; один аспект социальной структуры в отрыве от всех прочих и т.д.) и при этом подчас чрезмерно детализированы, чтобы их можно было экстраполировать на другие таксоны и на охват феномена биосоциальности в целом. О важности построения моделей (в нашем случае – моделей описания), обладающих слабой специфичностью и оставляющих простор для интерпретации возможно более широкого спектра явления см.: Джордж, 1963: 86.

Мы убеждены в том, что одной из первоочередных задач социоэтологии является создание предварительной классификации «среднего уровня», которая могла бы привести в обозримую систему поистине колоссальное число фактов, накопленных за последнюю четверть века. Эта классификация будет весьма схематичной на уровне выделения классов высокого порядка, но каждый из них в дальнейшем можно детализировать с учетом уже существующих частных схем или за счет создания новых. Учитывая прагматическую направленность такой классификации (организация эмпирических данных), она на первых порах будет скорее «искусственной», нежели «естественной». Однако, как мы полагаем, лишь на основе подобных широких построений возможно дальнейшее превращение описательной социоэгологии в сравнительную дисциплину, способную увидеть свой предмет с «высоты птичьего полета» и сконцентрировать усилия на конечной задаче объяснения принципов эволюции социальной организации. Первая попытка создания общей типологической схемы социальных систем уже предпринята (Панов, 1983). Хотя мы и пытались действовать методом дедуктивной классификации (разделение на классы с использованием предварительно заданного набора признаков), в целом наша классификация носит интуитивистский характер, будучи построена путем группировки объектов вокруг нескольких эталонных типов (см. Любищев, 1972: 54; Харвей, 1974: гл. 17).

Вопрос о том, какова должна быть истинная стратегия создания необходимой всеобъемлющей классификации, слишком обширен, чтобы обсуждать его в этом обзоре. Чисто методические трудности здесь поистине колоссальны. Хотя вполне очевидно, что искомая классификация должна строиться с использованием в качестве критериев неких параметров пространственной и демографической структуры, выделение и отбор разумного числа параметров сами по себе порождают серьезную методическую проблему. Вопрос о том, какие из признаков существенны и каким должно быть их необходимое и достаточное количество – это общая трудность всех систем классификации. Она неизмеримо возрастает, если к тому же учитывать вес признаков, которые в нашем случае имеют континуальную природу, изменяясь от популяции к популяции и от вида к виду от максимальной выраженности до почти полного отсутствия (см. 3.2).

Сказанное можно проиллюстрировать интересной работой Дж. Брауна (Brown, 1978). В целях строгой классификации коммунальных систем у птиц автор выделяет 8 критериев, каждый из которых имеет от двух до трех состояний (всего 19 признаков). После присвоения каждому из 34 рассмотренных видов набора характерных для него признаков получается 25 комбинаций, в том случае если придавать всем признакам одинаковый вес, и 28 комбинаций, если признаки интуитивно взвешивать. Иными словами, в любом случае 21 вид (61% от всей выборки) оказываются обладателями уникальных наборов признаков (представляя собой таким образом самостоятельные группы) и лишь 13 видов объединяются в группы от 2 до 5 (рис. 1). Эти группы, как правило, включают в себя представителей разных отрядов, тогда как близкие виды подчас имеют совершенно разные наборы признаков (сравни например строки 2 и 3 приведенной таблицы).

Хотя в данном случае все изученные виды составляют так называемую политетическую группу (см. Бейли, 1970: гл. 7), иллюстрируя более чем правомерный случай классификации, невольно возникает вопрос, имеем ли мы дело с естественным классом явлений или с произвольной выборкой несущностного характера (см. например Ricklefs, 1975 о биологической разнородности явлений коммунального гнездования). В

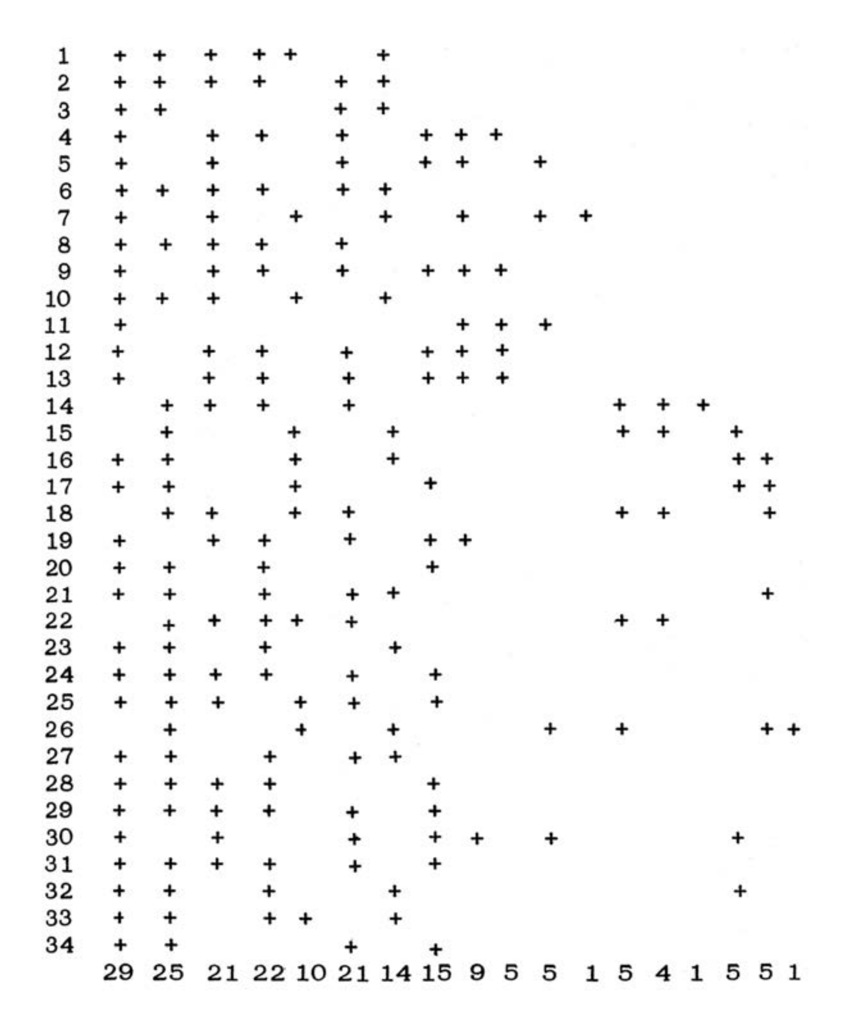


Рис.1 Схема классификации коммунальных ячеек у 34 видов птиц по 18 признакам. Крестиком обозначено присутствие данного признака. По Brown, 1978, упрощено.

данном случае этот вопрос не стоит особенно остро, поскольку задача Брауна состояла скорее в попытке выявить общие и различные свойства видов, традиционно именуемых коммунальными, чем в стремлении обосновать биологический униформизм явления коммунальности у птиц.

Однако нельзя упускать из виду тех опасностей, которые таит в себе объединение в границах одной категории явлений принципиально разной биологической сущности – например, с использованием одного-единственного признака, истинная цена которого мала или неизвестна. Дальнейший причинный анализ такого рода сборных категорий может приводить к совершенно неадекватным выводам (см. Панов, 1983: гл. 4).

Приведенный пример классификации делает понятной всю сложность задачи, возникающей при попытках типологизации популяционных систем в объеме всего царства животных.

Внутривидовая изменчивость социо-демографических систем и трудности их типологизации

То, что сегодня принято называть популяционной (социальной, социо-демографической) системой – это в сущности способ существования вида (Armitage, 1981), сложившийся в определенных, хотя и широко варьирующих условиях внешней среды. Нетрудно предположить, что структура и организация социо-демографической системы небезразличны к внешним влияниям и будут претерпевать те или иные изменения при достаточно резких сдвигах средовых факторов. Можно также допустить *a priori*, что спектр возможных состояний системы не беспределен: если структура социальных отношений хоть в какой-то мере предопределена генетическими особенностями социального поведения, эти особенности будут создавать запреты для выхода системы за некие критические рамки, за пределами которых системе грозит разрушение (например, вымирание популяции).

Начиная с 1960-х годов в социоэтологии намечается явная тенденция к переходу от жесткого генетического детерминизма и типологизма в сторону эпигенетических взглядов, допускающих весьма широкую изменчивость социальной структуры и организации вида.

Например, группировки приматов до этого рассматривались как имеющие на всем протяжении ареала вида жесткую, неизменную структуру, поддерживаемую посредством половых связей и иерархического доминирования (Morrison, Menzel, 1972). Последующие сравнительные полевые исследования социальных структур у одного и того же вида в разных регионах, где он занимает различные местообитания (например, саванных и лесных популяций бабуина *Papio cynocephalus*) привели к другой крайности. Возникло сомнение в том, можно ли вообще говорить о неком типичном для вида способе социальной организации, о какой-либо видоспецифической норме (Rowell, 1966, 1967).

Х. Куммер (Kummer, 1967) занимает в этом вопросе особую позицию, полагая, что видоспецифическое социальное поведение достаточно жестко детерминировано генетически и остается в целом одинаковым в разных условиях среды, тогда как социальная организация есть по свой сути подвижный механизм адаптации к меняющимся условиям, и может, таким образом, претерпевать весьма существенные преобразования в пространстве и во времени. Мимоходом следует заметить, что в самые последние годы этим несомненно плодотворным эвристическим концепциям приходится выдерживать тяжелую конкуренцию с упомянутым выше вульгарным генетическим детерминизмом, показавшим свою несостоятельность в 1950-е годы и вновь возродившимся в формалистических концепциях социобиологии (см. 3.3Б).

Сейчас возможность широкой вариабельности в строении видовой социо-демографической системы не подлежит сомнению. Помимо обширных данных по географической изменчивости, доказанной для многих видов птиц и млекопитающих (Armitage, 1977; Caraco, Wolf, 1975; Kruuk, 1975; Monfort-Braham, 1975; Hrdy, 1979; Stacey, 1979), многолетние исследования ряда модельных видов свидетельствуют также о биотопической изменчивости и о временной изменчивости по сезонам и по годам (Vehrencamp, 1978; Walsberg, 1978; Craig, 1979; Marsh, 1979; Myers et al., 1979; Trail, 1980). Однако важно то, что даже в случае существования у данного вида двух или нескольких вариантов социальной структуры и организации, эти варианты обычно не охватывают всего спектра систем, описанных в пределах отряда или класса (а иногда – и семейства), к которому принадлежит интересующий нас вид. Например кустарниковая сойка может существовать в составе моногамных пар (*Aphelocoma coerulescens insularis* – Atwood, 1980) или коммунальных ячеек с помощниками нескольких поколений (*Aphelocoma c.*

coerulescens – Woolfenden, Fitzpatrick, 1978), но эти группировки всегда территориальны и не образуют колониальных поселений (типичных, например, для сосновой сойки *Gymnorhinus cyanocephalus* – Brown, 1974).

Мы не будем сейчас останавливаться на интересном и важном вопросе о том, являются ли подобные географические варианты необратимыми этапами дивергенции социо-демографических систем или же типичными модификациями ненаследственного характера. В данный момент для нас важно другое. Поскольку крайние варианты (в случае географической изменчивости) или отдельные состояния (в случае сезонной изменчивости) данной социо-демографической системы оказываются очень близкими или даже не отличимыми от социо-демографических систем иных типов, спектр объектов, подлежащих классификации, предстает перед нами не как множество дискретных объектов с четко очерченными границами, а как типичный континуум. Процедура подразделения подобного континуума на отдельности, требующие названий (номинация) и последующего их различения, иногда называется упорядочиванием (Creig-Smith, 1964, цитировано по: Харвей 1974).

Рассматривая упорядочивание как специальный, наиболее сложный случай классификации, Д. Харвей пишет: «Если переменные непрерывно распределены в пространстве (или во времени), то различить такие объекты, не делая определенных предположений, невозможно». Однако, замечает далее автор, с методологической точки зрения важны даже не столько характер этих предположений, зависящих от характера задачи, сколько необходимость помнить в дальнейшем о том, что сделаны такие-то и такие-то предположения. Иными словами, нельзя забывать, что способ разбиения континуума задан самим исследователем априорно, как звено аналитической процедуры, а не навязан классификатору однозначно объектом его изучения (см. Цопф, 1966).

Важным моментом создания работоспособной классификации является присвоение выделенным классам явлений (или типам) определенных имен, названий. Лишь в том случае, если такая этикетка воспринимается одинаково всеми работниками данной дисциплины, возможна адекватная коммуникация между ними. В этом смысле система конвенциональных терминов, рождаемых классификацией, делает последнюю основой внутридисциплинарного языка. В настоящее время язык социоэтологии нельзя считать достаточно организованным, чтобы он мог выполнять эффективные коммуникативные функции. Одни термины (агрегация, стая и пр.) являются слишком общими, другие (коммуна, прайд, клан) – чересчур частными, применимыми лишь к отдельным видам. Многие термины (такие, например, как колония, стая, кооперация) чересчур многозначны и, таким образом, не являются научными терминами в строгом смысле слова. Наведение порядка в социоэтологической терминологии является одной из важных текущих задач (см. Brown, 1978: 145).

Объяснительные гипотетические схемы в социоэкологии и социобиологии

Описание социо-демографических систем и группировка их в классы на основе структурного подобия (изоморфизма) – это необходимый этап работы, предшествующий любой попытке объяснения сущности исследуемых нами феноменов. Сама же эта сущность может рассматриваться с разных точек зрения – через анатомию (структуру) объекта или класса однотипных объектов, через его функцию и через его происхождение. Соответственно, на первых порах полезно разграничивать объяснения, апеллирующие к строению объекта (субстанциальные, атрибутивные и структурные объяснения), к следствиям его деятельности (следственные – в частности, функциональные объяснения) и к причинам его возникновения (генетические объяснения) (см. Никитин,

1970). Тот факт, что впоследствии эти три типа объяснений неизбежно будут объединены в составе сложного (комбинированного или смешанного) объяснения, дающего всесторонний взгляд на сущность интересующих нас явлений, не отрицает возможности и необходимости четкого разграничения структурного, функционального и генетического подходов на ранних этапах познавательной деятельности. Более того, отсутствие ясности в их разграничении приводит к нарушению основных законов логики – например к смешению категорий причины и следствия.

Структурные объяснения

Структурное объяснение объекта состоит либо в установлении его внутренних элементов и способа их сочетания в единое целое, либо в установлении места объясняемого объекта в некой большой системе (суперструктуре) (Никитин, 1970). Из этого на наш взгляд следует, что грамотное детальное описание событий, происходящих в популяции, уже само по себе является серьезным шагом в сторону понимания ее сущностных характеристик. Сегодня такие описания социо-демографического состава и его динамики во времени (устойчивость внутрипопуляционных ячеек в связи с процессами эмиграции и иммиграции), пространственных связей между ячейками, соотношений между величиной ячейки и ее репродуктивным успехом и т.д. сделаны на большом числе модельных видов (см., напр., Lill, 1974; Armitage, 1977; Armstrong, Whitehouse, 1977; De Vos, 1979; Saitou, 1979; Maxon, Oring, 1980; Rood, 1980; Baeyens, 1981; McCracken, Bradbury, 1981; Rowley, 1981).

Важно заметить, что в структурных объяснениях те события, которые имеют место на более высоких уровнях, должны строиться через анализ явлений ближайшего, более низкого уровня. В нашем случае события на популяционном уровне (например, динамика численности популяций) и на уровне таких субпопуляционных единиц, как коммуны, кланы, колонии, требуют объяснений через поведение слагающих их особей. Однако объяснение событий на уровне группировок разного ранга может быть адекватным лишь в том случае, если правильно поняты принципы индивидуального поведения особей, исследуемые классической этологией, зоопсихологией, нейроэтологией и т.д. Иными словами, полезные построения в анализе популяционных систем требуют от исследователя пристального и непредвзятого внимания к основам и результатам деятельности названных дисциплин.

Но если это необходимое требование выполняется в работах социоэтологов, вышедших из классической этологии (например Crook, 1970*б*; Hinde, 1974; Slater, 1981), то совсем иное наблюдается в среде нового поколения социобиологов. Громадная область исследований индивидуального поведения во всей его сложности и противоречивости зачастую остается вне рамок их видения. Поведение индивидуума задано априорно как автоматически целесообразное, поскольку, исходя из упрощенческих дедуктивных схем социобиологии, в генотипе особи закодированы готовые решения на все случаи жизни (пример подобного генетического детерминизма см. Clutton-Brock, Harvey, 1976). Если для этолога инстинкт одновременно и мудр и слеп (Фабр 1911), то для социобиолога он только мудр.

Поэтому у социобиолога часто и не возникает вопроса, как именно стохастика поведения индивидов обусловливает динамику поведения социума. Вместо этого пытаются выяснить, почему при данной социальной структуре поведение индивидов оказывается таким, как его склонен видеть социобиолог. Вот типичное описание социобиологического подхода: «В последние годы центр внимания в изучении социо-сексуальных взаимодействий у птиц сместился с изучения взаимосвязей как таковых к оценкам вознаграждения каждого из участников в плане их генетической приспособленности

(fitness). Подходы, направленные на описание сил, связывающих особей в диады (например, супружество привязанность) привлекают сейчас меньше внимания, чем описание индивидуальных программ (тактика, стратегия). С этой новой позиции взаимосвязь между особями становится не более чем побочным продуктом взаимной эксплуатации особями друг друга в качестве некоего ресурса» (Lumpkin et al., 1982).

Лишаясь реальной базы для адекватного структурного объяснения социо-демографических систем, социобиологи обычно незаметно минуют этот необходимый и трудоемкий этап работы, обращаясь сразу к функциональным и причинным объяснениям – зачастую совершенно произвольным. В результате социобиологи идут по пути объяснения структуры через ее функцию и эволюцию этой функции, тогда как более продуктивной стратегией считается как раз обратная: объяснение функции системы через ее структуру (Никитин, 1970: 107).

Функциональные объяснения

Статья, из которой взята предыдущая цитата, называется гак: «Поддержание контактов между половыми партнерами…: социальные связи или надзор (surveillance)?» Последний термин обозначает тип поведения, который якобы позволяет его носителю (в данном случае – самцу) воспрепятствовать другим самцам оплодотворить партнершу надзирателя и стать отцом ее потомства. В противном случае, утверждают социобиологи, самцу из пары придется воспитывать чужое потомство, что снизит генетическую приспособленность этого самца. Отсюда вывод, что «отбор должен благоприятствовать тем самцам, которые обнаруживают и отвергают уже оплодотворенных самок или любыми другими способами охраняют свое генетическое отцовство» (Trivers, 1972, цитировано по: Zenone et al., 1979).

Вот типичное функциональное объяснение, опирающееся на распространенную идею, что функцией биологической системы можно считать лишь такие выигрышные следствия ее деятельности, которым благоприятствует естественный отбор и которые, таким образом, сформировались в прошлом под действием этого механизма (Hinde, 1975; Мэйнард Смит, 1976). Так Р. Везерхед и Р. Робертсон (Weatherhead, Robertson, 1980), показав в полевом эксперименте, что агрессивность самца саванной овсянки *Passerculus sandvichensis* по отношению к чучелу самца того же вида снижается по ходу сезона размножения, объясняют это тем, что самцу выгодно защищать самку до откладки яиц и необязательно после, когда его отцовство уже гарантировано. Отсюда вывод, что социальное поведение самца селектировано в эволюции как механизм уменьшения риска быть «обкраденным» в генетическом отношении (с. 995, 996). Мимоходом замечу, что это типичный ход мысли социобиологов с их антропоморфическими категориями «обмана», «дезертирования», «адюльтера», «воровства гамет» (клептогамии – см. Govati, 1981), «проституции» (Wolf, 1975), «сексуального сына» (Weatherhead, Robertson, 1981) и т.д.

Разумеется, нет никаких оснований отрицать полезность функциональных объяснений вообще. Например, одним из серьезных завоеваний социоэтологии явилось выяснение важной роли территориального поведения в ограничении плотности и в регуляции численности популяции (Watson, Moss, 1970; Klomp, 1972; Patterson, 1981). Будучи предложена в качестве гипотезы, встреченной первоначально не слишком доброжелательно, эта идея имела четкое альтернативное решение и к тому же могла быть проверена экспериментально (методом изъятия части территориальных особей, участки которых, как оказалось, быстро заселяются резервными, нетерриториальными животными – обзор см. Панов, 1983: 3.6.3).

Однако при использовании функциональных объяснений возникает ряд серьезных трудностей. Первая из них состоит в потенциальной бесконечности такого рода объясне-

ний, каждое из которых может оказаться одинаково правдоподобным и одинаково непроверяемым. Как пишут С. Гоулд и Р. Левонтин (Gould, Levontin, 1979: 153), спектр адаптационистских трактовок столь же неограничен, сколь неограниченна плодовитость ума ученого. В цитированной работе речь идет о многочисленных попытках социобиопогов верифицировать упомянутую выше гипотезу охраны генетического отцовства. Характерно, что в тех случаях, когда у какого-либо данного вида агрессивность особей не снижается, а возрастает к концу сезона размножения, гипотеза «охраны отцовства» с легкостью уступает свое место гипотезе «родительского вклада» (LaPrade, Graves, 1982). Такого рода произвольный функционализм ведет к подмене широкого биологического анализа явлений цепью внешне правдоподобных силлогизмов (Татаринов, 1976) или попросту к беллетристическим упражнениям (см. Gould, 1978; Gould, Levontin, 1979: 587–589). Кажущееся правдоподобие многих таких построений зачастую базируется на их тривиальности, апеллирующей к житейскому здравому смыслу, в сипу чего они на редкость резистентны к любой критике и, не будучи опровергнуты, накапливаются в науке, отвлекая внимание исследователей от более важных проблем (см. Brown, 1978: 144).

Вторая опасность состоит в том, что, определяя функцию через механизм отбора, мы рискуем смешать воедино причину и следствие, на что, кстати, указывал еще Н. Тинберген (1963). В этом смысле такой способ определения функции по крайней мере неудовлетворителен, и во всяком случае не операционален (см. Purton, 1978: 659). Более удачным можно считать определение функции как способа поведения (типа следствий), инвариантно присущего объекту и способствующего сохранению существования этого объекта (Никитин, 1970: 97).

Как подчеркивает этот автор, в сложных динамических системах (каковыми и являются объекты изучения социоэтопогии) далеко не все элементы могут быть объяснены функционально. Возможны нефункциональные и дисфункциональные следствия деятельности системы, отражающие ее прошлую историю и требующие не столько функциональных, сколько продуманных генетических объяснений (см. также Hinde, 1975; Waddington, 1976: 14–15).

Генетические объяснения

Генетическими называются такие объяснения объекта, которые апеллируют к предшествующему состоянию данного объекта. Среди них полезно различать квазигенетические объяснения, основанные на рассмотрении простого временного следствия, и собственно причинные объяснения. Этот момент важен в том отношении, что хотя причинная связь и включает в себя отношение временной последовательности явлений, она отнюдь не сводится к ним: «после» еще не означает «по причине» (Никитин, 1970).

Задача генетических объяснений в социоэтологии состоит в поисках предшественников данной социо-демографической системы (ее прошлых состояний или другой системы, из которой могла произойти данная), а также механизмов предполагаемых преобразований. Схематично мы имеем некую описанную нами систему Б и два неизвестных – предшествующую ей систему А и механизмы, обусловившие переход от А к Б.

В последние годы наблюдается быстро растущий интерес к генетическим объяснениям. Причина этого вероятно, в усилении связей между социоэкологией и синтетической теорией эволюции, посредником между которыми стала социобиология. Среди множества различных построений, претендующих на объяснения генезиса систем и их трактовки через предшествующие состояния, можно выделить несколько различных классов объяснений.

1. Постулируются преимущества системы Б (через функциональные объяснения) и предлагается тот или иной вариант отбора (например родственный отбор), могущий быть ответственным за становление данной системы. Вопрос о том, какова могла бы

быть система А, не ставится в явной форме. Иными словами поиски направлены на выявление механизмов преобразования, а не предшественников исследуемой системы Б (Bertram, 1976; Emlen, 1978; Stacey, 1982; см. также West Eberhard, 1975). Важно заметить, что здесь преимущества системы рассматриваются безотносительно к другим типам систем, то есть сравнительный подход по существу отсутствует.

2. Система А принимается во внимание, но ее свойства вводятся априорно, без достаточных обоснований. Типичный пример – точка зрения, что у птиц полигиния всегда производна от моногамии. Постулировав систему А, ищут механизмы, ответственные за переход от А к Б (например половой отбор, рассматриваемый в известной модели Вернера - Виллсон - Орианса) (см. Orians, 1969; Wittenberg, 1978; Carson et al., 1981).

3. Задачей исследования является поиск системы А, а затем - механизмов перехода от А к Б. Здесь могут использоваться два типа сравнительного подхода для выявления промежуточных ступеней перехода от А к Б.

а. Структурные варианты, рисующие ряд промежуточных стадий, набираются из всего спектра известных систем, даже если эти системы описаны у видов, не состоящих в близком родстве. Эти варианты выстраиваются в феноменологический (структурный) ряд, полезность которого несомненна, если не приравнивать его явным или неявным образом к искомому филогенетическому ряду. Типичный пример подобного структурного ряда в орнитологических исследованиях эволюции биосоциальносги: моногамия – система множественных кладок – последовательная полиандрия – одновременная полиандрия (см., напр., Jenni, 1974). В начале ́ряда стоят филогенетически сравнительно молодые виды (например песочники р. *Calidris*), в конце – наиболее примитивные (яканы Jacanidae). Иными словами ряд, внешне выглядящий как преемственный во времени, в действительности таковым не является (см. Панов, 1982*а*).

б. Рассматривается весь спектр систем, характерный для четко очерченной таксономической группы, и гипотетическая филогения данной группы, построенная ранее без учета социоэтологических данных. Структурные типы социо-демографических систем накладываются на филогенетическое древо (см. напр., Winn, 1958; Малышев, 1966; Kaufmann, 1974).

Нам представляется, что наиболее эвристически полезной является последняя стратегия, прибегающая к традиционным методам сравнительно-биологического подхода. К сожалению работы такого плана весьма редки по сравнению с другими вышеназванными типами исследований. Это объясняется большой трудоемкостью стратегии 3б, которая к тому же не дает столь простых и внешне правдоподобных (см. Gould, Levontin, 1979: 588) объяснений, как, скажем, широко практикуемая в социобиологии стратегия 1, основанная на смешении генетических и функциональных категорий. Широкий биологический подход, характерный для стратегии 3б, неизбежно приводит к постановке новых вопросов, не создавая видимости истины в конечной инстанции, и в этом его высокая эвристическая ценность.

В сфере генетических (или как их иногда называют временных – см. Харвей, 1974) объяснений нельзя упускать из виду три основополагающих момента. Первый из них касается масштаба времени, незримо присутствующего в наших построениях. Выводы, справедливые для больших времен, могут оказаться недействительными для сравнительно малых времен. Так, если можно говорить об общей тенденции к переходу от промискуитета к моногамии в классе птиц в целом (большие времена), то эта тенденция не обязательно должна выдерживаться в сравнительно молодых таксонах ранга семейства, где развитие может идти и в противоположном направлении (малые времена).

Второй важный момент тесно связан с предыдущим. Имея некий достаточно плавный структурный ряд, мы далеко не всегда может сколько-нибудь достоверно судить о векторе направления развития. Если этот вектор просматривается на больших временах

(например, общая тенденция к переходу от одиночного к групповому образу жизни), то это не значит, что на малых временах он не может иметь обратного значения (хорошо известный пример – десоциализация орангутанов *Pongo pygmaeus* – см. MacKinnon, 1974).

Третье правило касается необходимости ясного разграничения между ближайшими (proximate) и исходными, или конечными (ultimate) причинами исследуемых нами событий. Например, неоднократно показано, что у горлицы *Streptopelia risoria* самец стремится к поддержанию постоянного контакта с самкой до того момента, когда отложено первое яйцо, после чего отношения партнеров становятся более независимыми. К моменту начала кладки уровень тестостерона у самца резко падает (O'Connell et al., 1981), и это можно считать ближайшей причиной наблюдаемых изменений в его поведении. Уже упоминавшаяся функциональная гипотеза, утверждающая, что такое поведение самца связано с функцией охраны генетического отцовства (Lumpkin et al., 1982), предполагает существование удаленных в прошлое событий, под воздействием которых сложились упомянутые гормональные циклы и детерминируемое ими поведение. Как полагают социобиологи, такими событиями могла быть систематическая элиминация генотипов, носители которых не были способны воспрепятствовать «изменам» своих половых партнеров, и в результате теряли в плане своей итоговой генетической приспособленности. Хорошо видно, что эта гипотеза обладает весьма малой объяснительной силой, поскольку содержит в себе явный логический круг.

Из сказанного следует, что ближайшие причины (детерминанты) могут быть выявлены путем тщательного эмпирического исследования наблюдаемых событий, тогда как поиски конечных причин – чисто логическая процедура, которая нередко выливается в формулирование внешне правдоподобных, но не поддающихся проверке спекуляций. При отсутствии широкого биологического подхода подобные гипотезы не могут быть ни доказаны, ни опровергнуты, что лишает их статуса истинно научного знания.

Разграничение ближайших и исходных причин указывает на логическую возможность того, что факторы, существенные для системы на прошлых этапах ее развития, не обязательно столь же существенны сегодня. Это значит, что экстраполяция от нынешнего состояния системы к ее прошлым состояниям требует большой осторожности. Например, тот факт, что группировки с высокой плотностью особей обладают в настоящее время известной резистентностью к воздействию хищников, не может быть использован как окончательное доказательство предположения (напр., Hoogland, 1981), согласно которому именно пресс хищников был главным фактором становления в эволюции компактных группировок жертв.

Вообще говоря, как указывает Никитин (1970: 88), объяснение характера системы через внешние причины (такие, в частности, как пресс хищников в нашем случае) обладает меньшей познавательной ценностью, нежели объяснение системного объекта через его внутреннюю структуру. Поэтому среди прочих типов объяснений именно структурное объяснение обычно дает наиболее полную картину сущностных характеристик объекта.

Стратегии тестирования гипотез в социоэтологии

Хорошо известно, что правдоподобная гипотеза, выдвинутая первоначально только как гипотеза, со временем становится привычным общим местом и незаметно приобретает статус истинного утверждения, принимаемого большинством исследователей как не требующее дальнейшей проверки. В этот момент полезно обернуться назад и с высоты накопленных позднее знаний обсудить логические основания, положенные в основу гипотезы, равно как и ее сегодняшнее соответствие новым данным. Здесь мы рассмотрим несколько показательных примеров такого рода переоценок ценностей.

Начиная с работ Д. Лэка, опубликованных в начале 1950-х годов, в экоэтологии господствует мысль, что асинхронное вылупление птенцов (весьма широко распространенное явление у птиц) является адаптацией, направленной на регулирование величины выводка. Эта идея позже легла в основу ряда социобиологических построений, таких, например, как «манипулирование родительским вкладом», «отбор на детоубийство и братоубийство» и т.д. (см. Alexander, 1974; O'Connor, 1978). Критическое рассмотрение обширного материала по гнездовой биологии 87 видов птиц позволило А. Кларк и Д. Вильсону (Clark, Wilson, 1981) показать, что асинхронное вылупление есть, вероятно, всего лишь неизбежный побочный эффект, своего рода неустранимые издержки нормального репродуктивного процесса. Альтернативное решение (синхронизация выпупления) возможно, но лишь в известных пределах (неполная синхрония), и именно эти относительно редкие случаи требуют специального объяснения.

Еще более глубоко коренящееся убеждение состоит в том, что в составе любой социальной ячейки доминантным особям гарантирован максимальный доступ к самкам, и тем самым максимальный успех резмножения. Недавний прекрасный обзор Д. Дьюсбери (Dewsbury, 1982) показывает, что вопреки кажущейся незыблемости этого положения, оно основано на весьма небольшом объеме строго документированных данных. Не говоря уже о том, что сама концепция доминирования, равно как и способы выявления ранжирования, требуют более строгого обоснования, имеющиеся факты свидетельствуют в пользу справедливости обсуждаемой гипотезы только по отношению к двум отрядам млекопитающих – хищных и копытных. Что же касается двух других отрядов, прекрасно изученных в этологическом плане – именно, грызунов и приматов, то здесь ситуация остается спорной и противоречивой, и требует по меньшей мере интенсификации строгих исследований для проверки гипотезы о тесной связи между успехом размножения и рангом доминирующих особей.

С целью тестирования уже упоминавшейся социобиологической гипотезы «уверенности в отцовстве» М. Гросс и Р. Шайн (Gross, Shine, 1981) проанализировали структуру половых отношений и разделение обязанностей при заботе о потомстве в 181 семействе костистых рыб и в 35 семействах амфибий. Тот факт, что забота о потомстве со стороны самцов явно преобладает при наружном оплодотворении, находится, по мнению авторов, в явном противоречии с гипотезой уверенности в отцовстве. Критике других широко распространенных гипотез и концепций посвящены обзорные работы П. Гринвуда и Дж. Майерса (Greenwood, 1981; Myers, 1981), а также ряд детальных эмпирических исследований по отдельных видам (например Taub, 1980; Noordvijk, Scharloo, 1981; Procter-Gray, Holmes, 1981; Post, Greenlaw, 1982).

Обилие рождающихся чуть ли не каждый день социобиопогических построений, претендующих на роль научных гипотез, имело полезным следствием увеличение числа работ, сознательно направленных на проверку соответствия этих построений реальным фактам. За счет этого быстро накапливаются эмпирические данные, которые сами по себе имеют непреходящую ценность. Вместе с тем среди такого рода исследований четко выделяются две категории. К числу первой относятся работы, сознательно направленные на подтверждение тестируемых логических схем (см. 3.3Б), к числу второй – исследования критического плана, ставящие своей задачей ниспровержение (фальсификацию) той или иной гипотезы. Трудно сомневаться в том, что исследования второго направления много более перспективны, хотя бы уже потому, что они обнаруживают слабые места существующих представлений и, тем самым, ставят новые вопросы, не давая теории превратиться в застывшую догму. Нет нужды говорить, что любое исследование критического плана должно основываться на достаточно обширном эмпирическом материале. Весьма перспективны в этом плане обзорные работы, охватывающие достаточно полно

накопленный ранее материал и использующие его для сравнительного анализа нескольких конкурирующих гипотез (см., в частности, Goines, McClenaghan, 1980; Clark, Wilson 1981; Gross, Shine, 1981; Procter-Gray, Holmes, 1981).

Заключение

Одна из главных задач этого обзора – показать сложность современной обстановки в сфере изучения коммуникации и социального поведения животных. Развитие этих исследований отнюдь не выглядит как плавный постепенный процесс накопления эмпирических данных. Скорее здесь можно говорить о существовании острой конкуренции между различными идейными направлениями.

В основе этих разногласий лежит подчас осознанная, а чаще интуитивная приверженность разных групп исследователей к различным познавательным установкам, каждая из которых отвечает одной из двух противостоящих друг другу мировоззренческих позиций (Шрейдер, 1975). В основе первой из них лежит представление о том, что целое есть комбинация исходных элементов или частей (элементаризм, атомизм) и что его следует изучать путем сведения к элементарным частям, которые и определяют свойство целого. Согласно второй позиции целое организовано таким образом, что сама сущность его частей может быть понята лишь через специфику целостного объекта (организмизм, холизм).

В 1930-х –1950-х годах монополия в изучении коммуникации и социального поведения принадлежала классической этологии, которая в этой области выступала проводником элементаристских концепций. Это выразилось, в частности, в представлениях о коммуникативном коде как о статичном множестве неких сигналов, каждый из которых определяется собственными генетическими детерминантами (генетический атомизм) и, таким образом, может эволюционировать достаточно независимо от прочих элементов кода (концепция ритуализации). В дальнейшем, за счет быстрого сближения с физиологией, экологией и другими дисциплинами, объект этологии предстает перед своими исследователями в столь сложном и многоплановом виде, что элементаристский подход становится все менее работоспособным и вынужден сдавать свои позиции перед приходящими ему на смену системными представлениями. Одновременно появляется все больше сомнений в полезности прямолинейного генетического детерминизма (см., напр., Hailman, 1967). Однако возникновение и стремительный рост социобиологии приводит с середины 1960-х годов к возврату атомистических концепций и одновременно – генетического детерминизма, уже в значительной степени оставленного в социоэтологии, выросшей из классической этологии.

Сегодня не всегда легко провести границу между социоэтологией – дисциплиной в целом экологического плана и социобиологией, ориентированной на математическую генетику. Однако это отсутствие строгих рубежей еще не говорит о плодотворном синтезе. Мы полагаем, что важным моментом, препятствующим органическому слиянию этих двух направлений, является отсутствие у социобиологов глубокого интереса к механизмам индивидуального поведения. Ориентируясь на дедуктивные схемы математической генетики, социобиологии полностью игнорируют эмпирические результаты генетики поведения, которые зачастую никак не соотносятся или мало согласуются с модными в социобиологии алгебраическими выкладками.

Агрессивное проникновение социобиологии в круг эколого-этологических дисциплин грозит, вероятно, следующими серьезными опасностями:

1. Дальнейшим углублением разрыва между изучением индивидуального поведения (являющегося в широком смысле генератором всех коммуникативных сигналов), с одной стороны, и социального поведения, с другой.

2. Недооценкой системного характера событий, происходящих в социуме. Речь идет о привносимом социобиопогией генетическом атомизме, трактующим социальную структуру как конгломерат (или мозаику) неких элементарных составляющих (traits – см. Clutton-Brock, Harvey, 1976: 225). Подобно дискретным сигналам коммуникативного кода в понимании ранних этологов, каждая из этих составляющих детерминируется независимыми генетическими факторами. Эта точка зрения недооценивает эпигенетические аспекты развития и функционирования системы, равно как и важность всевозможных коррелятивных связей между ее элементами (см. Gould, Levontin, 1979).

3. Монополизацией функционального объяснения как единственного объяснительного принципа. Неизбежный результат – недооценка нефункциональных и дисфункциональных следствий, вытекающих из деятельности любой сложной системы.

Мы полагаем что дальнейшее перспективное изучение общих закономерностей коммуникации и социального поведения животных возможно лишь на базе глубокого синтеза этологии (в широком смысле) с такими традиционными биологическими дисциплинами, как сравнительная морфология, палеонтология, зоогеография, систематика и др. Это вернет нам общебиологическую перспективу, нередко утрачиваемую в последние годы в силу углубления узкопрофессиональной специализации этологов, и позволит ввести интересующую нас проблематику в общее русло эволюционной биологии (подробнее см. Панов, 1982, 1983).

Литература

Бейли Н. 1970. Математика в биологии и медицине. М.: Мир. 326 с.

Гаузе Г.Ф., Карпинская Р.С. 1978. Эгоизм или альтруизм? Вопр. философии 8: 145–150.

Давиташвили Л.Ш. 1961. Теория полового отбора. М.: Изд-во АН СССР. 536 с.

Дементьев Г.П. 1940. Руководство по зоологии. Т. 6: Птицы. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 856 с.

Джордж Ф. 1963. Мозг как вычислительная машина. М.: ИЛ. 528 с.

Дьюсбери Д. 1981. Поведение животных. Сравнительные аспекты. М.: Мир. 480 с.

Жантиев Р.Д. 1981. Биоакустика насекомых. М.: Изд-во МГУ. 256 с.

Звегинцев В.М. 1968. Теоретическая и прикладная лингвистика. М.: Просвещение. 335 с.

Иваницкий В.В. 1982. Социальное поведение каменки-плясуньи (*Oenanthe isabellina*) в период формирования гнездовой популяции. Зоол. ж. 61(1): 71–81.

Ильина Т.А. 1982. Социальное поведение зябликов. В сб. Попупяционная экология зяблика: 107–130. Л.: Наука.

Корбут В.В. 1982. Вокализация и звуковое общение в раннем постнатальном развитии воробьиных. Зоол. ж. 61(2): 265–277.

Костина Г.Н., Панов Е.Н. 1979. О степени стереотипности полового поведения двух видов пустельг *Cerhneis tinnnunculus* и *C. nautmanni*. Зоол. ж. 58(9): 1380–1390.

Красилов В.А. 1975. Современные проблемы соотношения филогении и систематики. Итоги науки и техники. Зоология позвоночных 7: 118–147.

Кузнецов Б.Г. 1980. Эйнштейн. Жизнь, смерть, бессмертие. М.: Наука. 680 с.

Кун Т. 1975. Структура научных революций. М.: Прогресс. 288 с.

Любищев А.А. 1972. К логике систематики. С. 45–68 в: сб. Проблемы эволюции. Т. 2. Новосибирск: Наука.

Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.

Малиновский А.А. 1970. Теория структур и ее место в системном подходе. С. 10-22 в: сб. Системные исследования. Ежегодник 1970. М.: Наука

Малышев С.И. 1966. Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция. М.: Изд-во АН СССР. 327 с.

Мейен С.В. 1975. Проблема направленности эволюции. С. 66–117 в: Итоги науки и техники. Зоология позвоночных 7.

Миллер Дж., Галантер Е., Прибрам К. 1962. Планы и структура поведения. М.: Прогресс. 273 с.
Мэйнард Смит Дж. 1976. Модели в экологии. М.: Мир. 184 с.
Мэйнард Смит Дж. 1981*а*. Эволюция поведения. С. 195–218 в: сб. Эволюция. М.: Мир.
Мэйнард Смит Дж. 1981*б*. Эволюция полового размножения. М.: Мир. 271 с.
Никитин Е.Н. 1970. Объяснение – функция науки. М.: Наука. 278 с.
Панов Е.Н. 1968. Этологические механизмы изоляции. С. 142–168 в: сб. Проблемы эволюции. Т. 1. Новосибирск: Наука.
Панов Е.Н. 1975*а*. Этология – ее истоки становление и место в исследовании поведения. М.: Знание. 64 с.
Панов Е.Н. 1975*б*. Социальное поведение и эволюция организации. С. 24–43 в: сб. Проблемы эволюции 4. Новосибирск: Наука.
Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с.
Панов Е.Н. 1982. Современное состояние и перспективы развития эволюционной социобиологии. Зоол. ж. 61(7): 988–999.
Панов Е.Н. 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 420 с.
Панов Е.Н. 2010. Знаки, символы, языки. Коммуникация в царстве животных и в мире людей. М: URSS. 501 с.
Панов Е.Н., Костина Г.Н., Галиченко М.В. 1978. Организация песни у южного соловья (*Luscinia megarhynchos*). Зоол. ж. 57(4): 569–581.
Полетаев И.А. 1958. Сигнал. М.: Советское радио. 404 с.
Рощевский Ю.К. 1978. Особенности группового поведения животных. Куйбышев. 68 с.
Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 258 с.
Фабр Ж.А. 1911. Жизнь насекомых. СПб. 516 с.
Хайнд Р. 1963. Энергетические модели мотивации. С. 273-298 в: сб. Моделирование в биологии. М.: ИЛ.
Хайнд Р.1975. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир. 855 с.
Харвей Д. 1974. Научное объяснение в географии. М.: Прогресс. 502 с.
Цопф Г. 1966. Отношение и контекст. С. 399-427 в: сб. Принципы самоорганизации. М.: Мир.
Шибутани Т. 1969. Социальная психология. М.: Прогресс. 535 с.
Шилов И.А. 1977. Эколого-физиопогические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ. 262 с.
Шмальгаузен И.И. 1946. Факторы эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 293 с.
Шрейдер Ю.А. 1976. Сложные системы и космологические принципы. С. 149-171 в: сб. Системные исследования. Ежегодник 1975.
Щедровицкий Г.П. 1976. Проблемы построения системной теории сложного популятивного объекта. С. 172-214 в: Системные исследования. Ежегодник 1975. М.: Наука.
Эшби У.Р. 1966. Принципы самоорганизации. С. 314-343 в: сб. Принципы самоорганизации. М.: Мир.
Яблоков А.В. 1968. О разных формах прогрессивного развития в органической природе. С. 98-115 в: сб. Проблемы эволюции 1:. Новосибирск: Наука.
Abs M. 1978. Lautproduction der Haustaube. Verh. Dtsch. 71. Jahrsversamml. Konstcmz 1978. Stutgart-N.Y. 151 S.
Ainley D.G. 1975. Displays of Adeliae penguins: a reinterpretation. Pp. 503-534 in: The Biology of Penguins. Lnd.-Basingstoke.
Akesson T.R. Raveling D.G. 1982. Behaviors associated with seasonal reproduction and longterm monogamy in Canada geese. Condor 84: 188-196.
Albone E.S. Gosden P.E. Ware G.C. 1977. Bacteria as a source of chemical signals in mammals. Pp. 35-44 in: Chemical signals in vertebrates. N.Y.-Lnd.
Alexander R.D. 1974. The evolution of social behaviour. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 325-383.
Andersson M. 1980. Why are there so many threat displays? J. Theor. Blol. 186: 773-781.
Armitage K.B. 1977. Social variety in the yellow-bellied marmot: a population-behavioural system. Anim. Behav. 25: 585-593.

Armitage K.B. 1981. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. Oecologia 48: 36-49.
Armstrong E.A., Whitehouse H.L.K. 1977. Behavioural adaptations of the wren (*Troglodytes troglodytes*). Biol. Revs Cambr. Phil. Soc. 52: 238-287.
Atwood J-.L. 1980. Social interactions in Santa Cruz Island scrub jay. Condor. 82: 440-448.
Baerends G.P. 1975. An evaluation of the conflict hypothesis as an explanatory principle for the evolution of displays. Pp. 187-227 in: Function and evolution in behaviour. Oxford.
Baeyens G. 1981. Functional aspects of serial monogamy: the magpie pair-bond in relation to its territorial system. Ardea 69: 145-166.
Bateson P.P.G., Hinde R. A 1976. Editorial I. Pp. 5-6 in: Growing points in ethology. Lnd.-N.Y.-Melbourne.
Beer D.J. 1975. Multiple functions and gull displays. Pp. 16-54 in: Function and evolution in behaviour. Oxford.
Bell D.J. 1980. Social olfaction in lagomorphs. Pp. 141-164 in: Olfactions mannals. Proc. Symp. London 24-25 Nov. 1978. Lnd.-N.Y.
Bertram B.C.R. 1976. Kin selection in lions and evolution. Pp. 281-302 in: Growing points in ethology. Lnd.-N.Y.-Melbourne.
Banner J.T. 1969. Hormones in social amoebae and mammals. Sci. Amer. 229: 78-91.
Brady Ch.A. 1981. The vocal repetroire of the bush dog (*Speothos venaticus*) crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*). Anim. Behav. 29: 649-669.
Breder C.M., Rosen D.E. 1966. Modes of reproduction in fishes. N.Y. 941 p.
Brown J.L. 1974. Alternate routes to sociality in jays – with a theory for the evolution of altruism and communal breeding. Amer Zool. 14: 63-80.
Brown J.L. 1978. Avian communal breeding systems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9: 123-155.
Brown J.L., Orians G.H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 239-262.
Caraco T., Wolf L.L. 1975. Ecological determinants of group sizes of foraging lions. Amer. Natur. 109: 343-352.
Caryl P.G. 1981. Escalated fighting and the war of nerves: games theory and animal combat. Pp. 199-204 in: Perspect. Ethology. Vol. 4. N.Y.- Lnd.
Cherfas J. 1979. I sing therefore I am. New Sci. 82: 716-718.
Chevalier-Skolnikoff S. 1974. The ontogeny of communication in the stumptail macaque (*Macaca arctoides*). Contribs Primatol. 2. 174 pp.
Clark A.B., Wilson D.S. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction and nest failure. Quart. Rev. Biol. 56: 253-277.
Glutton-Brock T.H., Harvey P.H. 1976. Evolutionary rules and primate societies. Pp. 195-237 in: Growing points in ethology. Lnd. - N.Y.- Melbourne .
Craig J.L. 1979. Habitat variation in the social organization of a communal gallinule: the pukeko *Porphyrio porphirio melonotus*. Behav. Ecol. Sociobiol. 5: 331-358.
Crook J.H. 1970*a*. Social organization and environment: aspects of contemporary social ethology. Anim. Behav. 18: 197-209.
Crook J.H. 1970*б*. Social behaviour and ethology. Pp. XXI–XL in: Social behaviour in birds and mammals. N.Y.
Davison G.W. 1981. Sexual selection and the mating system of *Argusianus argus* (Aves: Phasianidae). Biol. J. Linnean Soc. 15: 91-104.
Dawkins R. 1976. Hierarchical organisation: a candidate principle in ethology. Pp. 7-54 in: Growing points in ethology. Lnd. -N.Y.- Melbourne.
De Vos G.T. 1979. Adaptedness of arena behaviour in black grouse (*Tetrao tetrix*) and other grouse species (Tetraonidae). Behaviour 68: 277-314.
Dewsbury D.A. 1982. Dominance rank, copulatory behaviour and differential reproduction. Quart. Rev. Biol. 57: 135-159.
Diamond J.M. 1982. Evolution of bowerbirds' bowers: animal origins of aesthetic sense. Nature 297: 99-102.
Dingle H. 1969. A statistic and information analysis of aggressive communication in the mantis shrimp *Gonodactylus bredini* Manning. Anim.Behav. 17: 561-575.
Dingle H. 1972. Aggressive behavior in stomatopods and the use of information theory in the analysis of animal communication. Pp. 126-156 in: Behavior of marine animals. Vol.1. N.Y.

Eisenberg J.F. 1966. The social organization of mammals. Handb. Zool. 10: 1-92.
Emlen J.M. 1978. Territoriality: a fitness set-adaptive function approach. Amer. Natur. 112: 234-241.
Estes R.D. 1974. Social organization in African bovidae. In: The behaviour of ungulates and its relation to management. Pp. 167-205 in: IUCN Publs New ser. 324/1 (eds. Geist V., Walther F.).
Ewald P.W. Carpenter F.L. 1978. Territorial responses to energy manipulation in the Anna hummingbird. Oecologia 31: 277-292.
Fentress J.C. 1976. Dynamic boundaries of patterned behaviour; interaction and self-organization. Pp. 135-170 in: Growing points in ethology. Lnd.-N.Y.-Melbourne.
Gaines M.S., McClenagan L.R. Jr. 1980. Dispersal in small mammals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 163-196.
Garson P., Pleszczynska W.K. Holm G.H. 1981. The polygyny treshold model: a reassesment. Can. J. Zool. 59: 902-910.
Goldfoot D.A. 1981. Olfaction, sexual behavior and the pheromone hypothesis in thesus monkey: a critique. Amer. Zool. 21: 153-164.
Gould S.J. 1978. Sociobiology: the art of storytelling. New Sci. 80: 530-533.
Gould S.J. Levontin R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critigue of adaptationist programme. Proc. Roy. Soc.Lond. ser. biol. 205: 581-598.
Gowati S.J. 1981. Aggression of breeding eastern bluebird (*Sialia sialis*) toward their mates and models of intra- and interspecific intruders. Anim.Behav. 29: 1013-1027.
Green S., Marler P. 1979. The analysis of animal communication. Pp. 73-158 in: Handbook of behavioral neurobiology Vol.3. N.Y.-Lnd.
Greenwood P.J. 1980. Mating systems philopatry and dispersal in birds and mammals. Anim. Behav. 28: 1140-1162.
Gross M.R., Shine R. 1981. Parental care and mode of fertilization in ectothermic vertebrates. Evolution. 35: 775-793.
Hailman J.P 1967. The ontogeny of an instinct. The pecking response of the laughing gull (*Larus atricilla*) and related species. Behaviour Suppl. 15. 159 p.
Halliday T.R. 1975. An observational and experimental study of sexual behaviour of the smooth newt *Triturus vulgaris* (Amphibia, Salamandridae). Anim. Behav. 23: 291-322.
Hamilton W.D. 1964. The genetic evolution of social behaviour. I, II. J. Theor. Biol. 7: 1-16; 17-52.
Hazlett B.A. 1972. Ritualization in marine Crustacea. Pp. 97-125 in: Behavior of marine animals. Vol. 1. N.Y.
Hazlett B.A., Estabrook G.F. 1974*a*. Examination of agonistic behavior by character analysis. I. The spider crab *Microphyres bicornutus*. Behaviour 48: 131-144.
Hazlett B.A., Estabrook G.F 1974*б*. Examination of agonistic behavior by character analysis. II. Chermit crabs. Behaviour 49(1-2): 88-110.
Hinde R.A. 1956. The biological significance of territories in birds. Ibis 98: 340-369
Hinde R.A. 1959*a*. Unitary drives. Anim. Behav. 7: 130-141.
Hinde R.A. 1959*б*. Behaviour and speciation in birds and lower vertebrates. Biol. Rev. 34: 85-128.
Hinde R.A. 1974. Biological bases of human social behaviour. N.Y. 462 p.
Hinde R.A. 1975. The concept of function. Pp. 3-15 in: Function and evolution in behaviour. Oxford.
Hinde R.A. 1976. Interactions, relationships and social structure. Man 11: 1-17.
Hoogland J.L. 1981. The evolution of coloniality in white-tailed and black-tailed prairie dogs (Sciuridae: *Cynomys leucurus* and *C. ludovicianus*). Ecology 62: 252-272.
Hrdy S.B. 1979. Infanticide among animals: a review, classification and examination of the implications for the reproductive strategies of females. Behav. Ecol. Sociobiol. 4: 13-40.
Huxley J. 1923. Courtship activities in red-throated diver (*Colymbus stellatus* Pontopp), together with a discussion on the evolution of courtship in birds. J. Linn. Soc. 35: 253-293.
Jenni D.A. 1974 Evolution of polyandry in birds. Amer. Zool. 14: 129-144.
Jonston R.E. 1977. Sex pheromones in golden hamsters. Pp. 225-249 in: Chemical signals in vertebrates. N.Y.-Lnd.
Jurgens U. 1979. Vocalization as an emotional indicator. A neuroethological study in the Squirrel Monkey. Behaviour 69: 88-117.

Kaufmann J.H. 1974. The ecology and evolution of social organization in the kangaroo family. Amer. Zool. 14: 51-62.
Kitchen D.W., Bromley P.T. 1974. Agonistic behavior of territorial pronghorn buck. Pp. 365-381in IUCN Publs New ser. 21/1(eds. Geist V., Walther F.).
Klingholz F., Meynhardt H. 1979. Lautinventare der Saugetiere – diskret oder kontinuierlich? Z.Tierpsychol. 50: 250-264.
Klomp H. 1972. Regulation of the size of bird populations by means of territorial behaviour. Netherl. J.Zool. 22: 456-488.
Konishi M. 1966. The attributes of instinct. Behaviour 27: 316-328.
Kraemer H.Ch. 1979. A study of reliability and its hierarchical structure in observed chimpanzee behavior. Primates 20: 553-561.
Kramer S. 1972. Conflict and concordance in the development of animal societies. Pp. 5-68 in: Man for humanity. Springfield Illinois .
Kruuk H. 1975. Functional aspects of social hunting by carnivores. Pp. 119-141 in: Function and evolution in behaviour: Oxford.
Kummer H. 1967. Dimensions of comparative biology of primate groups. Amer. J. Physiol. Anthropol. 27: 357-366.
LaPrade H.R., Graves H.B. 1982. Polygyny and female aggression in red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). Amer. Natur. 120: 135-138.
Leger D.W., Owing D.H., Gelfand D.L. 1980. Single-note vocalizations of' California ground squirrel: graded signals and situation specificity of predator and socially evoked calls. Z.Tierpsychol. 52: 227-246.
Leroy Y. 1979. Oue peuton dire de la communication animale. A propos d'ua ouvrage collectif dirige par Th. Sebeok: How animals communicate. J.Psychol. norm et pathol. 76: 85-91.
Lill A. 1974. Social organization and space utilization in the lek-forming white-bearded manakin *Manacus manacus trinitatis* Hartert. Z.Tierpsychol. 36: 513-530.
Lorenz K. 1931. Beiträge zur Ethologie socialer Corviden. J.Ornithol. 79: 67-120.
Lorenz K. 1935. Der Kumpan in der Umvelt des Vogels. J. Ornithol. 83: 137-213, 289-413.
Lumpkin S., Kessel K., Zenone P.G., Etickson C.J. 1982. Proximity between the sexes in ring doves: social bonds or surveillance? Anim. Behav. 30: 506-513.
MacKinnon J. 1974. The behaviour and ecology of wild orang-utans (*Pongo pygmaeus*). Anim. Behav. 22: 3-74.
Madison P.M. 1977. Chemical communication in amphibians and reptiles. Pp. 135-168 in: Chemical signals in vertebrates. N.Y.-Lnd.
Mairy F. 1979. Le roucoulement de la tourterelle rieuse domestique *Streptopelia risoria* (L). I. Variation morphologique sa structure acoustique. Bull. Soc. roy. sci. Liege 48: 355-377.
Mairy F. Le roucoulement de la tourterelle rieuse domestique Streptopelia risoria (L.). II. Aspects causaux et semantiques de la variation de sa morphologie acoustique. Bull. Soc. roy. sci. Liege 48: 378-390.
Marler P. 1974. Animal communication. Pp. 25-50 in: Nonverbal communication. Vol.1. N.Y.-Lnd.
Marler P. 1976. Social organization, communication and graded signals: the Chimpanzee and the gorilla. Pp. 239-280 in: Growing points in ethology. Lnd.-N.Y.-Melbourne.
Marney M., Schmidt P.P. 1976. Evolution of scientific method. Pp. 185-197 in: Evolution and consciousness. Human systems in transition. Lnd.
Marsh C.W. 1979. Comparative aspects of social organization in the Tana River red colobus *Colobus badius rufomitratus*. Z. Tierpsychol. 51: 337-362.
Maxon S.J., Oring L.W. 1980. Breeding season, time and energy budget of the polyandrous spotted sandpiper. Behaviour 74: 200-263.
McCracken G.F., Bradbury J.W. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat *Phyllostomus hastatus*. Behav. Ecol. Sociobiol. 8: 11-34.
Menzel E.W. 1971. Communication about environment in a group of young chimpanzees. Folia Primatol. 15: 220-232.
Miller E.H. 1979. An approach to the analysis of graded vocalizations in birds. Behav. and Neural Biol. 27: 25-38.

Molenock J. 1975. Evolutionary aspects of communication in the courtship behavior of four species of anomuran crabs. Behaviour 53: 1-30.

Monfordt-Braham N. 1975.Variations dans la structure sociale du topi *Damaliscus korrigum* Ogilbi au Parc National de 1'Akagera Rwanda. Z.Tierpsychol. 39: 332-364.

Morrison J.A., Menzel E.W. Jr. 1972. Adaptation of a free-ranging rhesus monkey group to division and transplantation. Wildlife Monogr. N31: 78.

Moynihan M. 1970. Control suppression, decay, disappearance and replacement of display. J. Theor. Biol.. 29: 85-112.

Myers J.P. 1981. Cross-seasonal interactions in the evolution of sandpiper social systems. Behav. Ecol. Sociobiol. 8: 195-202.

Myers J.P., Connors P., Pitelka F.A. 1979. Territoriality in non-breeding shorebirds. Stud. Avian Biol. 2: 231-246.

Noordwijk A.J., van Scharloo W. 1981. Inbreeding in island population of the great tit. Evolution 35: 674-688.

Nuechterlein G.L. 1981.Variations and multiple functions of the advertising displays of western grebe. Behaviour 76: 289-317.

O'Connel M.E., Silver F.L., Feder H.H., Reboulleau Ch. 1981. Social interactions and androgen levels in birds. II. Social factors associated with decline of plasma androgen levels in male ring doves (*Streptopelia risoria*). Gen. and Comp. Endocrinol. 44: 464-469.

Parsons T. 1937. The structure of social actions. N.Y.

Patterson I.J. 1981. Territorial behaviour and limitation of population density. Pp. 53-62 in: Integrated study of bird populations. Amsterdam.

Peters S., Searcy W.A., Marler P. 1980. Species song discrimination in choice experiments with territorial male song and swamp sparrows. Anim. Behav 28: 393-404.

Pitelka F. A., Holmes R.T., MacLean S.F. Jr. 1974. Ecology and evolution of social organization in Arctic sandpipers. Amer. Zool. 14: 185-204.

Post W., Greenlaw J.S. 1975. Seaside sparrow display: their function in social organization and habitat. Auk 92: 461-492.

Post W. Greenlaw J.S. 1982. Comparative cost of promiscuity and monogamy: a test of reproductive effort theory. Behav. Ecol. Sociobiol. 10: 101-107.

Procter-Gray E., Holmes R.T. 1981. Adaptive significance of delayed attainment of plumage in male American redstart: test of two hypotheses. Evolution 35: 742-751.

Purton A.C. 1978. Ethological categories of behaviour and some consequences of their conflation. Anim. Behav. 26: 633-670.

Putnam H. 1966. The analytic and the synthetic. Pp. 20-46 in: Minnesota Stud. in Philosof. Sci. Vol. 3. Minneapolis.

Pyke G.H. 1979. The economics of territorial size and time budget in the golden-winged sunbird. Amer. Natur. 114: 131-145.

Quay W.B. 1977. Structure and function of skin glands. Pp. 1-16 in: Chemical signals in vertebrates. N.Y.-Lnd.

Ricklefs R.E. 1975. The evolution of co-operative breeding. Ibis 117: 531-534.

Rhijn J.G. van. 1981. Units of behaviour in the black-headed gull *Larus ridibundus* L. Anim. Behav. 29: 586-597.

Rood J.P. 1980. Mating relationships and breeding suppression in the dwarf mongoose. Anim. Behav. 28: 143-150.

Rowell T.E. 1966. Forest living baboons in Uganda. J. Zool. 149: 344-364.

Rowell T.E. 1967. Variability in the social organization of primates. Pp. 219-235 in: Primate ethology. Chicago.

Rowley I. 1981. The communal way of life in the splendid wren *Malurus splendens*. Z. Tierpsychol.. 28: 143-150.

Rubenstein D.I., Hazlett B.A. 1974. Examination of agonistic behavior of the crayfish *Orconectes virilis* by character analysis. Behaviour 50: 193-216.

Sade D.S. 1980. Can fitness be measured in primate populations? Life Sci. Res. Rept. 18: 97-114.

Saitou T. 1979. Ecological study of social organization in great tit *Parus major* L. IV. Pair formation and establishment of territory in the members of basic flocks. J. Yamashina Inst. Ornith. 11: 172-188.
Schleidt W.M. 1973. Tonic communication, continual effects of discrete signals. J. Theor. Biol. 42: 359-386.
Schleidt W.M. 1974. How fixed is the fixed action pattern? Z. Tierpsychol. 36: 184-211.
Schleidt W.M. 1982. Stereotyped feature variables are essential constituents of behavior patterns. Behaviour 79: 230-238.
Selous E. 1901. Bird watching. Lnd.
Shiovitz K.A. Lemon R.E. 1980.Species identification of song by indigo buntings as determined by response to computer generated sounds. Behaviour 74: 167-199.
Simpson G.G. 1941. The role of the individual in evolution. J.Wash. Acad. Sci. 31: 1-20.
Simpson M.J.A. 1973. Social displays and the recognition of individuals. Pp. 225-280 in: Perspect. ethology. N.Y. – Lnd.
Slater P.J.B. 1973. Describing sequences of behaviour. Pp. 131-153 in: Perspect. ethology. N.Y.-Lnd.
Slater P.J.B. 1974. A reassessment of ethology. Pp. 89-113. in: Biol. of brains: Lnd.
Slater P.J. 1981. Individual differences in animal behaviour. Pp. 35-49 in: Perspect. ethology. Vol. 4: N.Y.-Lnd.
Smith M. 1980. Behaviour of koala *Phascolarctos cinereus* Goldfuss in captivity. III. Vocalizations. Austral. Wildlife Res. 7: 13-34.
Smith W.J. 1981. Referents of animal communication. Anim. Behav. 29: 1273-1275.
Spalding D.W. 1981. Communication in prairie grouse. I. Information content and intraspecific functions of principal vocalizations. Behav. and Neural Biol. 32: 463-486.
Spurr E.B. 1975. Communication in Adeliae penguin. Pp. 449-502 in: The Biology of Penguins. Lnd.-Basingstoke.
Stacey P.B. 1979. Habitat saturation and communal breeding in the acorn woodpecker. Anim. Behav. 27: 1153-1166.
Stacey P.B. 1982. Female promiscuity and male reproductive success in social birds and mammals. Amer. Nat. 120: 51-64.
Stahlberg B.-M. 1974. Development of rank order in a group of juvenile greylag goose. Wildfowl 25: 67-73.
Steinberg J.B. Conant R.C. 1974. An information analysis of inter-male behaviour of grasshoper *Chortophaga viridifasciata*. Anim. Behav. 22: 317-327.
Struhsaker T.T. 1969. Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines. Folia Primatol. 11: 80-118.
Taub P.M. 1980. Testing the agonistic buffering hypothesis. I. The dynamics of participation in triadic interaction. Behav. Ecol. Sociobiol. 6: 187-197.
Tavolga W.N. 1974. Application of the concept of levels of organization to study of animal communication. Pp. 51-76 in: Nonverbal communication. N.Y.-Lnd.
Tinbergen N. 1942. An objectivistic study of the innate behaviour of animals. Bibl. Biotheor. 1: 39-98.
Tinbergen N. 1952. Derived activities: their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution. Quart. Rev. Biol. 27: 1-32.
Tinbergen N. 1963. On aims and methods of ethology. Z. Tierpsychol. 20:. 410-435.
Tinbergen N. 1975. The evolution of behaviour in gulls. Pp. 273-278 in: Animal behavior. San Francisco.
Tinbergen N. 1976. Ethology in a changing world. Pp. 507-528 in: Growing points in ethology. Lnd.-N.Y.-Melbourne.
Trail P.W. 1980. Ecological correlates of social organization in a communally breeding bird, the acorn woodpecker *Melanerpes formicivorus*. Behav. Ecol. Sociobiol. 7: 83-92.
Trivers R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 136-179 in: Sexual selection and the descent of man 1871–1971. Chicago.
Vandenbergh T.G. 1967. The development of social structure in free-ranging rhesus monkeys. Behaviour 29: 179-194.
Van Den Berken J.H.L. Cools A.R. Information-statistical analysis of factors determining ongoing behaviour and social interactions in Java monkeys (*Macaca fuscicularis*). Anim Behav. 1980 28: 189-200.

Vehrencamp S.L. 1978. The adaptive significance of communal nesting in grove-billed anis (*Crotophaga sulcirostris*). Behav Ecol. Sociobiol. 4: 1-53.

Vehrencamp S.L. 1979. The roles of individual, kin and group selection in the evolution of sociality. Pp. 351-394 in: Handbook of behavioral neurobiology. Vol. 3. N.Y.-Lnd.

Waddington C.H. 1976. Evolution in the sub-human world. Pp. 11-15 in: Evolution and consciousness. Human systems in transition. Lnd.

Walsberg G.E. 1978. Brood size and use of time and energy by the *Phainopepla*. Ecology 59: 147-153.

Waser P.M. Wiley R.H. 1979. Mechanisms and evolution of spacing in animals. Pp. 159-224 in: Handbook of behavioral neurobiology. Vol. 3. N.Y.- Lnd.

Watson A., Moss R. 1970. Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates. Pp. 167-222 in: Animal populations in relation to their food resources. Oxford-Edinburgh.

Watson A., Moss R. 1980. Advances in our understanding of the population dynamics of red grouse from a recent fluctuations of number. Ardea 68: 103-113.

Watts C;H.S. 1980. Vocalizations of nine species of rat (*Rattus*; Muridae) J. Zool. 191: 531-555.

Weatherhead P.J., Robertson R.J. 1980. Sexual recognition and anticucoldry behaviour in savannah sparrows. Can. J. Zool. 58: 991-996.

Weatherhead P.J., Robertson R.J. 1981. In defence of sexy son hypothesis. Amer. Natur. 117: 349-356.

Wenner A.M. 1974. Information transfer in honey bees: a population approach. P. 133-170 in: Nonverbal communication. N.Y.- Lnd.

West Eberhard M.J. 1975. The evolution of social behavior by kin selection. Quart. Rev. Biol. 50: 1-33.

Wilson E.O. 1971. The insect societies. Cambridge. IX+548 p.

Wilson E.O. 1975*a*. Animal communication. Pp. 264-272 in: Animal behavior. San Francisco.

Wilson E.O. 1975*б*. Sociobiology: the new synthesis. Cambridge. 697 p.

Winderle J.M. 1979. Components of song used for species recognition in the common yellowthroat. Anim. Behav. 27: 982-966.

Winn H.E. Comparative reproductive behaviour and ecology of fourteen species of darters (Pisces, Percidae). Ecol. Monograph 1958. 28: 156-191.

Wittenberger J.F. 1979. The evolution of mating systems in birds and mammals. Pp. 271-350 in: Handbook of behavioral neurobiology. Vol.3. N.Y.-Lnd.

Wolf L. 1975. Prostitution behavior in a tropical hummingbird. Condor 77: 140-144.

Woolfenden G.E., Fitzpatrick J.W. 1978. The inheritance of territory in group breeding birds. BioScience 28: 104-108.

Zenone P.G., Sims M.E., Erickson C.J. 1979. Male ring dove behavior and the defence of genetic paternity. Amer. Natur. 114: 615-626.

2. Дифференциация зоопсихологии на этологию и сравнительную психологию на рубеже XIX и XX веков[1]

В изучении феномена поведения полезно различать три разных аспекта: психологический, физиологический и эволюционно-генетический. Они находятся в тесном и сложном переплетении и, строго говоря, неразделимы. В наши дни каждый из этих аспектов оказывается в центре внимания соответствующей научной дисциплины или направления, тогда как двум остальным при этом отводятся второстепенные роли (подробнее см. Гороховская, 2001).

На протяжении столетий представления человека о своем поведении и о поведении животных развивались в едином русле натурфилософии, и лишь в XVIII веке начинается дифференцированное оформление нескольких научных дисциплин, каждая из которых в дальнейшем посвятит себя исследованию какого-либо одного из трех упомянутых аспектов поведения. Первый шаг к развитию физиологии поведения был сделан в 1730 г. Стивеном Гейлсом (1677–1761), который экспериментально обнаружил автоматические рефлексы у обезглавлен ной лягушки. В 60-90-х годах XVIII в. Альбрехт фон Галлер (1708–1777) и Франц Иосиф Галль (1758–1823) заложили начало неврологии. Психология становится на научную почву лишь с 30-х годов XIX в. Важной вехой оказались экспериментальные исследования ощущений человека, выполненные Эрнстом Вебером (1795–1878) и положившие начало психофизике.

Что касается изучения целостного поведения животных во взаимодействии со средой и друг с другом, то неудивительно, что здесь приоритет принадлежит натуралистам и зоологам – Рене Антуану Реамюру (1683–1757), Жоржу Луи Бюффону (1707–1788) и Жану Франсуа Ламарку (1744–1829). Труд Ж. Ламарка «Философия зоологии», увидевший свет в 1809 г., дал объединяющую идею эволюции, которая позволила ввести дотоле накопленные разрозненные знания в общую систему биологических проблем.

Научный климат в период зарождения интереса к поведению животных

Последние десятилетия прошлого века и особенно начало нынешнего ознаменовались огромным прогрессом естественных наук и, в частности, биологии. Эволюционный стиль мышления стал единственно возможным. Переоткрытие на рубеже двух веков законов Грегора Менделя (1822–1884) устранило серьезные сложности, стоявшие на пути дарвинской теории естественного отбора. Успехи классической генетики в первой четверти XX в. проложили дорогу генетике популяционной. Все эти изменения произошли с такой быстротой, которой не знала прежняя история науки. Они имели характер подлинных научных революций. Ни один мыслящий биолог не мог пройти мимо этих перемен.

Период бурного развития переживала и физиология. Чарльз Скотт Шеррингтон (1859–1952) приступил к исследованию синоптических связей нейронов и принципов интегративной деятельности центральной нервной системы. Тем самым были заложены основы нейрофизиологии. В 1870 г. Густав Фрич (1838–1927) и Эдуард Гитциг (1838–1907) впервые применили методику электрического раздражения мозга наркотизированного животного. В 1903 г. Европа услышала об экспериментах Ивана Петровича Павлова (1849–1936) по выработке слюнного рефлекса. С не меньшим интересом были восприняты мировой научной общественностью и результаты исследований Владимира Михайловича Бехтерева (1857–1927) по оборонительным двигательным «сочетатель-

[1] Этология и зоопсихология 2010, № 1 http://www.etholpsy.ru/.

ным» рефлексам. Проблемой торможения занималась сильная школа Николая Евгеньевича Введенского (1852–1022), из которой вышли Алексей Алексеевич Ухтомский (1875–1942) и Иван Соломонович Беритов (род. в 1884 г.).

Успехи биологии оказали огромное влияние и на развитие психологии. Собственно говоря, само создание психологии обязано в очень большой степени исследованиям физиологов. Достаточно назвать имена Эрнста Вебера (1795–1878), Франца Дондерс (1018–1139), Ивана Михайловича Сеченова (1829–1905) и ряд других. Физиологом был и Вильгельм Вундт (1332–1920), создавший в 1879 г. первую в мире лабораторию экспериментальной психологии. Позже, в 1913 г. Джон Уотсон (1878–1958) выдвинул программу новой психологии, свободной от субъективных методов исследований – так называемый бихевиоризм. Из других важных течений психологической мысли необходимо отметить взгляды Зигмунда Фрейда (1856–1939), выступившего в начале века с трактовкой проблем инстинкта и мотивации, а также школу гештальтпсихологии в лице одного из ее лидеров Вольфганга Келера (1887–1967), внесшего серьезный вклад в исследование целостного поведения.

Уже этот предельно краткий и схематичный экскурс в прошлое может служить иллюстрацией всей сложности и противоречивости научной обстановки, в которой рождалась современная наука о поведении. Что же касается той ее части, которая имела дело с поведением животных, то ее положение было особенно трудным. Зоология находилась еще на чисто описательном уровне, и обобщающие концепции были редкостью. Психологи, работавшие с животными в лабораториях, пользовались физиологическими методами и психологической терминологией. Не имея возможности быть в курсе лучших (а потому и более редких) зоологических публикаций, они в своих попытках теоретизирования довольствовались нередко случайными, субъективными и недостаточно документированными данными поверхностных наблюдателей и натуралистов любителей. Существование самых крайних точек зрения на природу поведения (от голого антропоморфизма психологов-интроспекционистов до сугубо физических трактовок) подменяло выработку общих позиций бесконечными схоластическими спорами. Пестрота и неупорядоченность терминологии еще менее способствовали взаимопониманию.

На рубеже XIX и XX вв. этот неорганизованный комплекс направлений и школ стал стихийно именоваться зоопсихологией. Принадлежность к зоопсихологии определялась не идейными позициями того или иного исследователя и не проблемной спецификой его работ, а единственно – объектом исследования. В результате в обзорных работах по зоопсихологии конца 20-х годов фигурируют в качестве зоопсихологов и интроспекционисты школы В. Вундта, и классические физиологи В.М. Бехтерев и И.П. Павлов, и гештальтпсихологи в лице В. Келера.

Выбор дальнейших путей

Само название этого искусственного конгломерата идей указывает на его родство с психологией. Так, известный русский зоолог Даниил Николаевич Кашкаров (1878–1941) писал в 1928 г.: «Зоопсихолог является прежде всего психологом. Он должен оперировать с такими психологическими понятиями и терминами, как ощущение, представление, ум, чувство, сознание, идеи и т. д. Строить сравнительную психологию, идя от низших животных к человеку, невозможно. Что мы можем сказать о психических процессах у животных, наблюдая их действия? Ничего, ибо мы их (психические процессы – Е.П.) не наблюдаем, а можем лишь судить о них, интерпретируя их поведение на основе того, что мы знаем о психических процессах в себе самих и о корреляции психики и поведения».

Однако, на этот счет существовали и другие точки зрения. Так, немецкий физиолог Якоб Иоганн фон Юкскюль (1864–1944) выступил в 1899 г. в числе соавторов программной статьи, содержавшей призыв отказаться от психологической терминологии при описании и анализе поведения животных в пользу терминологии физиологической. «Для биолога не существует зоопсихологии» – таков был лозунг этой статьи.

На сходных позициях стоял и Владимир Александрович Вагнер (1849–1934), с той разницей, что приоритет в исследовании поведения животных он отдавал не физиологам, а биологам-натуралистам. Уже в 1912 г. он отвергает и распространенную в то время мысль, что сравнительной психологией (биопсихологией) могут заниматься лишь профессиональные психологи. Описав обстановку на VI Международном конгрессе психологов в Женеве (1909), ученый далее пишет: «Специальный конгресс биопсихологов... установил бы несоответствие объективному методу исследования сравнительной психологии старой психологической номенклатуры; он объединил бы царящие среди представителей нашей науки бесконечно разнообразные точки зрения на роль и значение сравнительной психологии в решение вопросов психологии человека; он выработал бы и ввел единство в методологию нашей науки, которую пока ученые понимают каждый по-своему и работают, как понимают» (Вагнер, 1912: 32).

Эти слова как нельзя лучше отражают ту насущную потребность в единой теории, описанной на собственном языке, которая бы удовлетворяла новым нуждам растущей науки о поведении. Зоопсихология дать такой теории не могла. Наибольшее, на что она была способна, это устранить все острые углы противоречивых течений и объединить последние в некую компромиссную общность, внешне составляющую видимость единого целого. Но отсутствие органического единства и внутренней логики этого конгломерата идей позволяло мгновенно, словно по мановению волшебной палочки, прекратить зоопсихологию из науки о «процессах сознания у животных» в науку, «которая занимается действиями или – как обыкновенно выражаются американские исследователи – поведением животных» (Лютц, 1925: 19-20).

Тип	**Поведение**	**Характеристика поведения**
Пассивный (у растений и некоторых низших животных)	Вялое, пассивное	Отсутствие движений
Реактивный (большинство простейших)	Подвижное, реактивное, пробующее	Реакции: положительные, отрицательные, реакции питания и пробные движения
Сохраняющий (напр., некоторые инфузории)	Животному свойственное, сохраняющее	Оставление простых следов (в памяти – *Е.П.*)
Рефлекторный (напр., многие черви)	Рефлекторное	Рефлекторные движения
Инстинктивный (напр., дождевой червь)	Инстинктивное	Инстинктивные действия
Опытный (пчелы, муравьи и большинство позвоночных)	Опытное	Проявление ассоциативной памяти
Предусмотрительный (человекообразные обезьяны, человек)	Предусмотрительное	Обозрение ситуации, причем цель может быть достигнута и непрямым путем, неизвестным из опыта

Между тем молодая и неоформленная наука о поведении животных постепенно обретала самостоятельность и от ортодоксальной психологии, и от прямого влияния физиологии. В 1911 г. в Америке был создан первый специальный поквартальный журнал, посвященный проблемам поведения животных, – «Journal of Animal Behavior». Главным редактором его стал известный специалист по изучению поведения человекообразных обезьян Роберт Йеркс (1876–1956). В редколлегию входили столь крупные научные фигуры, как Эдвард Торндайк (1874–1949), заложивший основы экспериментального изучения процесса самодрессировки по способу проб и ошибок; Герберт Дженнингс (1868–1947), известный своими работами по поведению простейших; Джон Уотсон, будущий лидер бихевиоризма; энтомолог Уильям Уиллер – автор ряда важных абот по проблеме инстинкта.

Просматривая номера этого журнала за первые голы его существования, можно получить общее представление о главных направлениях науки о поведении животных во второй декаде прошлого века. Создается впечатление, что выбор тематики определяется в большей мере спецификой применяемых методик и ограничен определенным кругом объектов, т. е. таких животных, которые доступны для искусственного содержания и лабораторных исследований. Работы по целостному поведению в естественных условиях крайне редки. Основная тематика остается психофизиологической (исследования функционирования органов чувств), анализ поведения ведется либо в плане изучения простейших его форм (тропизмы и таксисы), либо всецело приобретенных (проблема обучения). Работы по инстинкту редки и в целом мало оригинальны. Эволюционная тематика отсутствует полностью. Итак, мы видим, что первый журнал, посвященный вопросам поведения животных, был, в соответствии с духом времени, достаточно эклектичным по своей тематике.

Что же касается объектов исследования, то библиографические обзоры за 1911–1913 гг. указывают на преобладание в этот период исследований по беспозвоночным. Публикации по муравьям насчитывают 123 названия, по всем прочим насекомым (вместе с пауками) –191, по всем группам позвоночных – 82 названия.

В 1921 г. «Journal of Animal Behavior» слился с журналом психобиологии («Journal of Psychobiology») под новым названием «Journal of Comparative Psychology», став, судя поназванию, органом, ориентированным на психологическую традицию.

Истоки антропоцентризма

Вернемся к высказыванию нашего видного зоолога Д.Н. Кашкарова, полагавшего, что о поведении животных мы можем лишь судить лишь на основе того, «что мы знаем о психических процессах в себе самих». Из этих слов видно, насколько цепкими были интроспекционистские идеи, неизбежно ведущие к антропоцентризму в трактовке задач, стоящих перед наукой о поведении животных.

Антропоцентризм – черта, весьма характерная для тогдашней зоопсихологии. Истоки его лежат, несомненно в натурфилософской проблематике о месте человека в системе мироздания и об отношении его психики к психике животных. С этих идейных позиций обсуждение, например, проблемы инстинкта не мыслится иначе как в противопоставлении его разуму. Точно так же любая черта психики животных (особенности памяти, способность к обучению и т.д.) рассматривается или в прямом сопоставлении с соответствующими характеристиками человеческой психики, или же такое сопоставление явно подразумевается. Подобная установка, несомненно, предполагает и филогенетический подход, однако анализ филогенеза ведется на уровне выделения крупных «блоков», соответствующих неким гипотетическим «уровням» развития психики (одноклеточные – многоклеточные; беспозвоночные – позвоночные; животные – человек и т.д.). В целях такого анализа создаются искусственные типологические схемы.

Весьма характерным примером подобной типологии может служить любопытная табличка из книги Карла Лютца «Психология животных». Эта таблица, составленная в 20-е годы XX века, в период рождения современной синтетической теории эволюции, наивностью своих филогенетических построений вызывает воспоминания о долиннеевском периоде в таксономии. Перед нами филогения с позиции психолога, для которого отправной точкой являются психика и поведение человека.

Становление сравнительного подхода

Однако уже в те годы стало понятным, что интерес к проблемам генезиса человеческой психики отнюдь не исчерпывает всех задач, которые бурно развивавшаяся биология ставила перед исследователями поведения животных. Уже упоминавшийся Д.Н. Кашкаров писал: «Человек перестал быть центром исканий. Современный экспериментатор биолог не истолковывает уже своих находок в терминах человеческой эволюции, не думает о ней. Он черпает свои данные из изучения многих видов растений и животных и старается выработать законы наследственности в том случае, который он изучает экспериментально».

Идея о важности сравнительного подхода в изучении поведения животных восходит еще к трудам Ж.Л. Бюффона, но первые серьезные попытки применения этого принципа для филогенетических построений начинают предприниматься лишь с конца XIX века. Пионерами в этой области были, в частности, Джордж Уильям Пегхам (1845–1914) и его супруга Элизабет Пегкхам, В.А. Вагнер и Ч. Уитмен. Работы последнего наиболее значимы, поскольку он первым применил гибридологический анализ в области изучения врожденного поведения

Врожденное и приобретенное в поведении

В.А. Вагнер стал одним из первых, кто сделал попытку создать единую теорию науки о поведении. Одна ко, стоя в целом на биологических позициях, Вагнер не мог отойти от психологии и ее терминологии. Там, где дело касается врожденных составляющих поведения (именуемых им «инстинктом»), он пользуется понятийным аппаратом биологии, но при попытках истолковать приобретенные компоненты поведения не может порвать с ортодоксальной психологией, что ведет к нечеткости позиции автора, к отсутствию ясности установки и субъективизму в оценках явлений. «Я буду… – пишет Вагнер,– говорить о явлениях (разума у животных – Е.П.), пользуясь, поскольку это возможно, старой терминологией, всякий раз, когда этого потребуют обстоятельства дела, указывая на то, в чем состоит ее неудовлетворительность по отношению к описываемому явлению».

В.А. Вагнеру не удалось провести воображаемую грань между врожденным и приобретенным поведением, и в результате его теоретическая установка оказывается в противоречии с эмпирическим материалом. Он рассматривает в качестве инстинкта весь комплекс поведения, ведущего, например, к гнездостроению. Сейчас мы знаем, что такого рода поведение состоит из врожден ной основы, дополненной множеством индивидуально приобретенных элементов, которые придают поведению гибкость, адаптивность и делают его изменчивым в определенных пределах (подробнее см. Панов, 1975: 10–11).

Трудности, таящиеся в сложном переплетении наследственных и индивидуально приобретенных элементов, хорошо представлял себе Чарлз Отис Уитмен (1842–1910), бывший на протяжении последних 18 лет своей жизни руководителем отделения зоологии Чикагского университета. Еще в 1898 г. он писал: «Перед нами может быть смесь привычек (habits) и инстинкта и все возможные типы взаимодействия между ними, что

создает большие теоретические трудности; границы (между привычками и инстинктами – Е.П.) не могут быть точно очерчены, и это представляет, таким образом, опасную основу для теории. Каждая теория инстинкта должна, несомненно, первоначально иметь дело с чистыми инстинктивными действиями (actions)».

Спустя 21 год, в 1919 г. основатель бихевиоризма Джон Уотсон писал по этому поводу следующее: «...разделение между наследственными видами реакций и приобретенными никогда не может быть проведено абсолютно. Однако при лабораторных исследованиях иногда приходится изучать подробности наследственных реакций. В таких случаях *удобнее всего проводить самое резкое разграничение»* (курс. мой – Е.П.). Это, несомненно, законный образ действия в науке. Немного существует биологических проблем, допускающих иной метод исследования».

Такое разграничение как один из методов анатомирования и анализа поведения было той основной проблемой, без решения которой молодая наука о поведении не могла перейти ни к строгому его описанию, ни к тонким методам филогенетического сравнения, необходимым для развивающегося эволюционного учения. Интересно, что именно оппозиция «врожденное-приобретенное» стала отправной точкой процесса, который привел к разделению наук о поведении на две ветви, которые долгое время спустя развивались почти независимо друг от друга.

Диссоциация зоопсихологии на этологию и сравнительную психологию

Как мы видели, необходимость условного подразделения целостного поведения на врожденные и приобретенные компоненты была на рубеже двух веков осознана и зоологами-натуралистами (такими как Ч. Уитмен), и приверженцами зарождавшейся в то время школы психологов-экспериментаторов. Разница между ними состояла в то время в том, что первые видели свою главную задачу в изучении врожденной основы поведения (инстинктов) и того, как они «работают», обогащаясь по ходу жизни особи приобретенными компонентами. Что касается вторых, то их вообще не интересовали инстинкты (в возможности вычленения которых из ткани целостного поведения они сомневались), а интерес был направлен здесь на изучение механизмов адаптивного поведения индивида, в частности, его возможностей приспосабливаться к конкретной обстановке посредством научения (learning, conditioning).

Но первой задачей обеих этих групп исследователей было порвать с откровенным субъективизмом интроспекционизма, в исключительные возможности которого некоторые ученые еще продолжали верить на рубеже 20-х и 30-х гг. прошлого века (вспомним приведенную выше выдержку из работы Д.Н. Кашкарова, датированной 1928 г.).

Однако сами принципы перехода к объективным методам исследования мыслились натуралистами и психологами по-разному. Первые полагались в основном на беспристрастные, непредвзятые наблюдения над животными (не исключавшими, впрочем, определенных экспериментальных вмешательств). Вторые полагались всецело на контролируемый эксперимент с последующей количественной (статистической) обработкой результатов множества однотипных опытов.

Проиллюстрировать эти два подхода удобно на взглядах Уоллеса Крэга (род. в 1876 г.), заложившего своими работами многие основополагающие принципы этологической теории инстинкта, и Эдварда Торндайка (1874–1949), которого считают первопроходцем в сравнительной психологии.

Зарождение этологии. В 1912–1914 гг. в упомянутом выше «Journal of Animal Behavior» были опубликованы четыре короткие заметки (3–12 с.) У. Крэга из Мэйнско-

го университета (США). Будучи учеником и идейным последователем Ч. Уитмена, У. Крэг заимствовал у него и объект исследования (голуби), и метод наблюдения за птицами, выращенными в условиях изоляции[2]. О направленности этих исследований можно судить по названиям статей: «Наблюдения над горлицей, обучающейся пить», «Поведение птенца, вылупляющегося из яйца», «Стимулирование и подавление овуляции у птиц и млекопитающих», «Самец горлицы, выращенный в изоляции». Эти публикации представляли собой, по сути дела, лаконичные выписки из дневника наблюдений. Они заложили фундамент более поздней теоретической работы автора: «Предпочтения и аверсии как компоненты инстинкта» (Graig, 1918).

В одной из этих работ ее автор пишет: «Если перед нами акт поведения, в котором инстинкт составляет главную часть, а обучению и опыту принадлежит меньшая роль, …улучшение в действиях (животного) могут происходить так быстро, что они сразу же ведут к полному совершенству. Чтобы обнаружить влияние личного опыта или практики (на преобразование инстинкта), мы должны вести наблюдения с самого первого проявления данного акта». Вот один из способов вычленения «чистого инстинкта», о котором 16 лет назад писал Ч. Уитмен.

У. Крэг обнаружил в поведении юных горлиц два основных типа реакций. К одному типу относятся такие, которые не требуют ни малейшего обучения и при первом же своем появлении обнаруживают полную законченность и совершенство. Это реакции на особей своего вида, в частности, самца на самку. Обучения не происходит ни в голосовых реакциях, ни в сопровождающих их эмоциональных движениях (тех, которые позже стало принято называть демонстрациями, displays). «Вокальные реакция и жесты являются, таким образом, в своей моторной части чрезвычайно полными и определенно фиксированы за счет врожденной организации нервной системы. Что же касается врожденных сенсорных “входов” обусловливающих эти реакции, то их функционирование может быть гораздо менее детерминированным».

Самец горлицы, выращенный в полной изоляции от себе подобных, в возрасте около года отказы вается спариваться с самкой своего вида и, игнорируя ее присутствие, постоянно «спаривается» с кистью руки своего воспитателя: «Он обращался с рукой, – пишет Крэг, – совершенно так, как если бы это была живая птица. Не только его поступки были направлены на руку, как будто это птица, но он в том же духе принимал и обращение руки с ним». Для другого самца таким же стимулом или даже «фетишем» стал мужской ботинок. Вот то явление, которое К. Лоренц впоследствии назвал импринтингом (запечатлевание).

Реакции другого типа, к которым принадлежит, например, питье воды, развиваются, по Крэгу, несколько иначе. Имея, подобно только что описанным сексуальным реакциям, врожденный двигательный элемент в виде наклона головы и движений глотания, реакция питья вообще не обладает врожденным афферентным входом. Ни вид воды, ни ее журчание, ни тактильные ощущения не стимулируют неопытного голубя к началу питья. Птицы не имитируют акт питья в ответ на соответствующие действия себе подобных (хотя охотно имитируют клевание). Молодые голуби начинают пить после нескольких случайных попыток «клевать» воду (как они клюют все блестящие предметы). Но даже после 25 дней личного опыта голуби еще не узнают воду как таковую. Они могут образовать условный рефлекс (associative drink reflex) на поилку или на поящего их человека. Но при этом некоторые птицы «пьют» раньше, чем успевают достичь воды. «Это заставляет по-новому взглянуть на целенаправленность (purposiveness) поведения животных», пишет У. Крэг. Замечание крайне существенное для всего дальнейшего развития этологической концепции инстинкта.

[2] Этот метод (известный под названием «метода Каспара Хаузера») был впервые применен в 1842 г. Фридрихом Кювье, наблюдавшим за поведением бобренка, выкормленного людьми.

Уже эти наблюдения родоначальника этологии свидетельствуют о том, что проблема целостного поведения с первых шагов науки трактовалась с точки зрения единства и взаимодействия внутренних и внешних факторов, врожденного и приобретенного, инстинкта и обучения.

Рассматривая поведение животного как цепь врожденных и приобретенных элементов, Крэг делит ее на аппетентное поведение и заключительный акт. Аппетентное поведение может состоять как из врожденных, так и из приобретенных реакций во всевозможных их сочетаниях, заключительный акт всегда представляет собой врожденное действие. Перед нами второй путь для выявления инстинкта «в чистом виде» – именно заключительного акта. Аппетентное поведение целенаправлен но, и целью его является достижение ситуации, в которой возможно «выплескивание» (discharge) конечного инстинктивного акта,

В каждом подобном цикле выделяются четыре стадии: 1) беспокойство, общее повышение активности, приводящее к пробам и ошибкам в поисках адекватной стимуляции, зачаточные заключительные акты; 2) достижение ситуации, выплескивание полного заключительного акта, состояние удовлетворения; 3) пресыщение стимулом, иногда аверсия (избегание стимуляции, своего рода негативная аппетенция); 4) покой, инактивность. После достижения четвертой фазы необходимо определенное время для нового повторения цикла. Как выяснилось в дальнейшем, подобная цикличность является существенным моментом многих форм инстинктивного поведения.

Важным моментом в наблюдениях У. Крэга оказались некоторые факты, заставившие его сформулировать мысль о сложности стимулирующего влияния внешней среды на проявление того или иного поведения. Так, яйцекладка у самки горлицы обусловлена отнюдь не влиянием какого-то одного стимула, но ситуацией в целом. Яйцекладка может начинаться и у неоплодотворенной птицы в ответ на брачное поведение самца, а при отсутствии самца – при содержании вместе с другой самкой. У самки, выращенной в изоляции от себе подобных, яйцекладка может стимулироваться действиями человека, поглаживающего рукой шейное оперение птицы. Иными слоами, стимулы не всегда строго специфичны, могут быть взаимозаменяемыми, а действуя одновременно, находятся друг с другом в сложной связи. Эти представления Крэга, пока еще мало оформленные, послужили впоследствии одной из основ этологической концепции «суммации стимулов».

Работы Э. Торндайка и становление бихевиоризма. Принципиально иной подход к изучению поведения был выработан на рубеже XIX и XX веков профессиональными американскими психологами. Они ориентировались на практические потребности, возникшие в этот период в связи с обострением капиталистической конкуренции. В обществе возник запрос на научно обоснованные рецепты того, как именно можно добиться личного успеха в условиях, когда культ практицизма оказался доминирующим.

Первым ответом на эти общественные запросы стало появление так называемой школы функционализма, не имевшей ничего общего с зоопсихологией как таковой. Однако взгляды одного из родоначальников этой ветви психологии, Уильяма Джеймса (1842–1910) привлекли внимание юного Торндайка, что и привело его в Гарвардской университет, в лабораторию маэстро. Здесь начинающий ученый провел свои первые опыты, испытуемыми в которых были дети дошкольного возраста.

Экспериментатор мысленно загадывал слово, число либо какой-нибудь реальный объект, а сидящий напротив него ребенок должен был угадать, о каких вещах думает экспериментатор. Идея экспериментов состояла в следующем. Как полагал Торндайк, в процессе мышления «про себя» должны происходить незаметные изменения мышц речевого аппарата, которые не осознаются самим размышляющим и не воспринимаются окружающими. Но, размышлял ученый, нельзя ли повысить чувствительность к ним

партнера, чтобы тот мог «прочитывать» такие микродвижения, и тем самым угадывать стоящие за ними мысли. Кроме того, предполагалось, что искомая восприимчивость должна постепенно обостряться в ходе опытов (т.н. «перцептивное научение»), если испытуемый будет заинтересован в отгадке. Это достигалось тем, что успешный ответ поощрялся конфетой. Так в эксперименте впервые был использован фактор положительного подкрепления.

Эти опыты пришлось прекратить из-за недовольства ими администрации Гарварда, после чего Торндайк обратился к опытам над животными. Цыплята обучались прохождению лабиринта. После перехода в Колумбийский университет Торндайк начал работать с кошками и собаками, которых он помещал в изобретенный им «проблемный ящик». Отсюда животное могло выйти и получить подкормку лишь после того, как оно догадывалось привести в действие специальное устройство (нажать на пружину, потянуть за петлю и т.д.).

Наблюдения за поведением животных в таких условиях позволили Торндайку показать, что они, действуя методом «проб и ошибок», добивались успеха случайно. При этом лишь изредка удавалось увидеть, что индивид понял смысл задачи внезапно. Напротив, часто при последующих пробах он затрачивал на решение задачи больше времени, чем прежде: однажды выполнив правильное действие, животное в дальнейшем совершало множество ошибочных.

Результаты всех этих экспериментов прекрасно согласовывались с новым стилем мышления, вытекавшим из дарвиновского понимания естественного отбора. Как пишет М.Г. Ярошевский (1985), «Эволюционное учение потребовало введения вероятостного фактора, действующего с такой же непреложностью, как и механическая причинность. Вероятность нельзя было больше рассматривать как субъективное понятие (результат незнания причин, по утверждению Спинозы). Принцип “проб, ошибок и случайного успеха” объясняет, согласно Торндайку, приобретение живыми существами новых форм поведения на всех уровнях развития».

Результаты своих экспериментов и их интерпретации Торндайк изложил в 1898 г. в докторской диссертации «Интеллект животных. Экспериментальное исследование ассоциативных процессов у животных». Этой работой был нанесен мощный удар по интроспекционизму. В самом деле, теперь в распоряжении ученых появились новые испытуемые – живые существа, в принципе неспособные к интроспекции. Отныне ответом на манипуляции экспериментатора стали, вместо самоотчетов испытуемых о своих состояниях, двигательные реакции, то есть нечто сугубо объективное.

По мнению нашего выдающегося историка психологии М.Г. Ярошевского, Торндайк больше чем кто бы то ни было подготовил возникновение бихевиоризма, хотя сам он себя бихевиористом не считал. Теоретическим лидером этого направления стал Джон Браадус Уотсон (1878–1958). В его статье «Психология, какой ее видит бихевиорист», опубликованной в 1913 г., было выдвинуто кредо нового направления. Им стал лозунг «стимул – реакция». В соответствии с ним, предметом психологии становилось поведение. Под этим словом бихевиористы понимали совокупность мышечных и секреторных реакций, функционирование которых строго детерминировано стимулами, приходящими извне. Так, в соответствии с требованиями повышения объективности исследований, из психологии вместе с интроспекцией была, по существу, изгнана и психика как таковая.

Основной темой исследований оказалась проблема научения, а главным объектом экспериментальных работ в этой области – лабораторные белые крысы. Подобно тому как в медицине лабораторные животные используются при разработке новых методов лечения, в лабораториях бихевиористов поведение крысы рассматривали долгое время в качестве некой модели для понимания поведения людей.

Заключительные замечания

Строго говоря, после сказанного в предыдущем разделе можно было бы поставить точку. Полезно, однако, сказать два слова о дальнейшем развитии событий в сфере изучения поведения животных, в рамках которого границы зоопсихологии до сих не пор не настолько строго очерчены, чтобы ее можно было бы с полным основанием считать самостоятельной дисциплиной. Об этом говорит отсутствие здесь четкой мировоззренческой установки (парадигмы) и, как следствие, четко сформулированной теории. В этом отношении то, что принято называть зоопсихологией, сильно уступает двум направлениям исследований, рассмотренным выше. Этология окончательно оформилась как наука в 30-х годах XX века благодаря работам Конрада Лоренца, создавшего внутренне непротиворечивую теорию инстинкта (Панов, 1975). Бихевиоризм, как он виделся Дж. Уотсону во второй декаде прошлого столетия, в дальнейшем существенно эволюционировал в трудах целой плеяды выдающихся ученых, таких как Эдвард Толмен (1886–1959), Кларк Халл (1884–1952), Баррус Скиннер (род. в 1904 г.) и Карл Лешли (1890–1958), работавший преимущественно с приматами. Здесь интерес к анализу индивидуального поведения особи не мог не привести к тщательным работам по изучению онтогенеза поведения, который бихевиористы, в отличие от преформистски настроенных этологов, продолжали рассматривать как процесс чуть ли не всецело эпигенетический. В этой связи показательно название одной статьи, сформулированное следующим образом: «Как птицы обучаются инстинкту» (Хейлмен, 1983).

На Западе в период, рассмотренный в статье, лишь немногие видные ученые остались непричастными к тем двух направлениям в изучении поведения животных, о которых речь шла выше. В качестве примера стоит упомянуть Роберта Йеркса (1876–1956), который, будучи первоначально привержен к бихевиоризму, вскоре отошел от него, став основателем целой самостоятельной области – всесторонних исследований поведения и психики приматов. Что касается целого ряда других талантливых исследователей-одиночек, а также коллективов, достойных претендовать на статус научных школ (хотя не столь сильных и разветвленных как этология и бихевиоризм), то они заявили о себе во всеуслышание гораздо позже того периода, которому посвящена эта публикация. Такова в частности, американская, эпигенетически ориентированная школа сравнительной психологии, возглавлявшаяся в 1930–1960 гг. мирмекологом Теодором Шнейрла (1904–1968).

Особо стоит остановиться на развитии ситуации в СССР. Здесь десятилетиями господствовал жесткий монополизм рефлексологии И.П. Павлова. Она приобрела в нашей стране статус «учения», чуть ли не наравне с марксизмом. Даже робкие попытки подойти к изучению поведения животных с иных позиций строго пресекались.

Нередко можно слышать, что в отечественной зоопсихологии, благодаря работам А.Н. Леонтьева, Л.С. Выготского, П.Я. Эльконина, К.Э. Фабри и др., зоопсихология не была редуцирована ни к физиологии, ни к бихевиоризму, ни к этологии. Я полагаю, что дело обстоит не вполне так. Во-первых, физиологическая традиция, в силу только что сказанного, была наиболее сильной. Во-вторых, умозрительные схемы эволюции психики, предлагаемые психологами, явно доминировали над конкретными эмпирическими исследования сравнительного плана (именно об этом говорит упоминание имен Л.С. Выготского и А.Н. Леонтьева,). Наиболее активно развивались исследования поведения приматов, имевшие очевидную психологическую ориентацию. Их результаты наиболее полно изложены в книге З.А. Зориной и А.А. Смирновой (2006).

Что касается отсутствия влияния в СССР идей этологии, то это объясняется не самосознанием научного сообщества, но строгой идеологической изоляцией «передовой отечественной науки» от «тлетворных влияний буржуазной западной лженауки». Суть

этологических воззрений либо замалчивалась, либо подавалась в искаженном виде (см. например, мою рецензию на книгу А.Д. Слонима «Инстинкт», помещенную в этом сборнике). Единственным счастливым исключением в этом отношении оказалась книга Л.В. Крушинского «Биологические основы рассудочной деятельности», впервые опубликованная только в 1977 г.

Если же говорить об автономии отечественной зоопсихологии от бихевиоризма, то здесь также не все столь самоочевидно. Дело в том, что павловская рефлексология, под жестким давлением которой находились все интересующиеся поведением животных в нашей стране, в своих атомистических подходах во многом родственна американскому бихевиоризму. Достаточно лишь упомянуть мнение, согласно которому «...Уотсон положил павловскую схему (бихевиористски инерперетированную) в основу своей экспериментальной программы» (Ярошевский, 1985: 343). Как полагает этот автор, под влиянием учения И.П. Павлова сложилась и концепция оперантного обучения Б. Скиннера – видного представителя поколения бихевиористов 1950–1960 гг. (там же: 406). Стоит подчеркнуть, что в период железного занавеса связи между двумя родственными направлениями – павловской рефлексологией и бихевиоризмом также оказались односторонними: первое воздействовало на развитие второго, а встречное влияние искусственно сдерживалось.

Если же смотреть в будущее, то здесь широкое поле деятельности открывается в области когнитивной психологии животных и, в частности, в ее разделе с непереводимым названием «theory of mind» (угадывание намерений других, интуитивная психология). Однако на этом поприще вырисовывается опасность возврата к старым порокам зоопсихологии, о которых речь шла в начале статьи. Я имею в виду антропоморфизм и своеобразную «интроспекцию здравого смысла».

В этом отношении показательна статья двух психологов из Университета штата Кентукки (США), которые уверены в том, что использование понятий из области человеческих взаимоотношений (таких, например, как обман и ревность) в отношении животных есть вовсе не антропоморфизм, но адекватное «прочитывание поведенческого контекста» (Mitchell, Hamm, 1997). Доказывают они эту свою мысль своеобразным способом, претендующим, якобы, на объективность. А именно, начинающим студентам-психологам зачитывали короткие тексты с описанием поведения животных в их взаимоотношениях с людьми или друг с другом. Затем испытуемых опрашивали, а разногласия во мнениях обсчитывали статистически.

Неудивительно, что полученные результаты отвечали «гипотезе» авторов эксперимента. А неудивительно потому, что все это имеет скорее отношение к психологии обывателя, чем к зоопсихологии. Опасность же таких «исследований» для науки подтверждается тем, что статья, несмотря на ее нелепость, опубликована в весьма престижном международном журнале «Behaviour»

Литература

Вагнер В.А. 1912. Биологические основания сравнительной психологии. Т. 2. Инстинкт и разум. СПб.-М. 428 с.

Гороховская Е.А. 2001. Этология: рождение научной дисциплины. Санкт-Петербург: Алатейя. 223 с.

Зорина З.А., Смирнова А.А. 2006. О чем рассказали «говорящие» обезьяны: Способны ли высшие животные оперировать символами? М.: Языки славянских культур. 423 с.

Кашкаров Д.Н. 1928. Современные успехи зоопсихологии. М.Л: ГИЗ. 425 с.

Крушинский Л.В. 1977. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд. МГУ. 270 с.

Лютц К. 1925. Психология животных. М: Пучина. 171 с.

Панов Е.Н. 1969. Рецензия на книгу А.Д. Слонима «Инстинкт» (изд. Наука, 1967). Журн. общей биологии 30(6): 759-761.

Панов Е.Н. 1975. Этология: ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М: Знание. 64 с.
Хейлмен Дж. Как птицы обучаются инстинктивному поведению. С. 137-146. в: Птицы. М.: Мир.
Ярошевский М.Г. 1985. История психологии. М.: Мысль. 575 с.
Craig W. 1912. Observation on dloves learned drink. J. Anim. Behav. 2(4): 273-279.
Craig W. 1912. Behaviour of the young bird out the egg. J. Anim. Behav. 2(4): 296-298;
Craig W. 1913. The stimulation and inhibition of ovulation in birds and mammals. J. Anim. Behav. 3(3): 215-222.
Craig W. 1914. Male doves reared in isolation. J. Anim. Behav. 4(2): 121-133.
Craig W. 1918. Appetites and aversions as constituent of instinct. Biol. Bull. 34(2): 91-107.
Mitchell R.W., Hamm, M. 1997. The interpretation of animal psychology: Anthropomorphism or behavior reading? Behaviour 134(3-4): 173-204.
Watson J.B. 1913. Psychology as the behaviorist views it. Psychol. Rew. 20: 158-170.
Whitman C.O. 1898. Animal behavior. Biological lectures delivered at the Marine Biological Laboratory of Wood’s Roll: 285-338. Boston: Ginn & Co.

3. Роль этологии в изучении внутрипопуляционной организации: формирование современных взглядов[1]

Мне придется начать с небольшой оговорки по поводу названия статьи. В нем термин «этология» используется в самом широком смысле слова, как его употребляет, например, Тинберген в одной из своих последних статей (1976). Он считает возможным называть этологом любого биолога, занятого изучением поведения. От этого широкого значения необходимо отличать «этологию в узком смысле слова» – дисциплину, связанную в своем возникновении с именами Лоренца, Тинбергена и ряда их последователей. Это направление, именуемое сегодня «классической этологией», знаменует собой лишь один исторический этап и лишь один из нескольких подходов в развитии взглядов той дисциплины, которую я условно и для краткости буду в дальнейшем называть зоосоциологией.

Моя основная задача состоит в том, чтобы показать сложность и противоречивость процесса эволюции наших знаний. В этом процессе едва ли удастся увидеть плавное поступательное развитие, обязанное одному лишь постепенному накоплению новых фактов. Каждый сколько-нибудь представительный научный коллектив, каждая идейная школа – а подчас и ученый-одиночка, которому было что сказать – выступали с собственными концепциями. Эти концепции были ориентированы на решение разных задач. Различные подходы и задачи требовали применения специфических методов исследования. В рамках разных исходных представлений одни и те же факты сплошь и рядом получали неодинаковые, подчас противоречивые истолкования.

Иногда ученые, работавшие одновременно, не подозревали о существовании друг друга. В других случаях разные научные школы вступали в отношения конфронтации и острой идейной конкуренции, выливавшиеся в многолетние научные дискуссии. Наконец, известны случаи относительно мирного сосуществования школ – вопреки явному несходству их основных исходных позиций.

Неудивительно, что в этом пестром переплетении взглядов и течений научная преемственность между поколениями ученых отнюдь не была столь тесной, какой она может казаться с первого взгляда. Некоторые проблемы, адекватно поставленные и близкие к логическому решению уже около 100 лет назад, в дальнейшем теряли свои очертания и возникали как нечто совершенно новое спустя много десятилетий. Порой новые концепции строились почти на голом месте, оправдывая отсутствие своих связей с прошлым тем, что все сделанное ранее – это не более чем анахронизм донаучного способа мышления.

При всем различии подходов и методов, которые нам предстоит рассмотреть, среди них задним числом выявляется приверженность к двум разным – в какой-то степени альтернативным мировоззренческим позициям.

Для одной из них ведущий принцип состоит в том, чтобы исследовать целое путем его сведения к неким элементам, которые мыслятся непосредственно данными и постоянными по своим свойствам. Эту познавательную позицию принято называть элементаризмом. Здесь целое как бы вторично по отношению к слагающим его элементам, и свойства целого определяются в основном спецификой этих элементов.

Противоположная позиция состоит в том, что свойства частей могут быть поняты только через знание целого. Целое задано изначально и может быть разбито на части множеством различных способов. Именно способ членения в значительной степени

---

[1] Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций.1984б, Пущино. Лекция, прочитанная на школе молодых биологов.

определяет свойства получаемых при этом частей. Эта установка часто называется «холистической» (от греческого «holos» – целое). Иногда ее называют организмизмом, подчеркивая тем самым сходство любого сложного целостного объекта с организмом, части которого можно вычленить лишь хирургическим путем. Одним из проявлений этой познавательной позиции является попытка рассматривать сообщества социальных насекомых в качестве «сверхорганизмов». Холизм и организмизм, на мой взгляд, это, по существу, другие названия для того, что сейчас принято именовать системным стилем мышления.

Существует распространенная точка зрения, что элементаризм тесно связан с механистической картиной мира и несовместим с диалектическим подходом. В этом смысле прогресс наших знаний о мире обязан постепенному переходу от элементаристских к холистическим воззрениям. В действительности, дело обстоит, по-видимому, сложнее.

Приверженность ученого к той или иной познавательной установке в большей мере диктуется спецификой исследуемого объекта и задачами исследования. Эти установки в известной степени взаимодополнительны и зачастую присутствуют одновременно в одной и той же концепции, хотя и в разных пропорциях. До тех пор, пока соблюдается известная мера общности с одной стороны, и дробности, с другой, и организмизм и элементаризм обладают бесспорной познавательной ценностью.

Я попытался представить историю развития интересующих нас научных воззрений в виде сильно упрощенной схемы, представленной ниже.

В ней названы всего восемь ученых, общий период деятельности которых охватывает немногим более 100 лет. Собственные взгляды и обобщающие работы этих исследователей представляются мне важными, подчас поворотными вехами в формировании наших современных представлений. Неудивительно, что коль скоро основным объектом изучения были социум и популяция, то есть сложные объекты системной природы, большая часть этих исследователей стояли на холистических позициях. Однако, наряду с ними можно выделить две авторитетные школы – классическую этологию и социобиологию, которые, по разным причинам оказались, по моему мнению, на позициях элементаризма. О том, почему так случилось, я скажу в дальнейшем.

Предложенная схема дает и план последующего изложения. Темы, которых я буду касаться более или менее подробно, обозначены порядковыми номерами. Хотя практически каждая из этих тем в той или иной степени затрагивалась всеми указанными здесь лицами, некоторые из них внесли больший вклад в развитие определенных взглядов, чем другие. Для начала мы остановимся на двух моментах. Во-первых, мы попытаемся уяснить себе предмет зоосоциологии и ее место среди других дисциплин. Во-вторых, рассмотрим вопрос о том, как представления о социуме – то есть об основном объекте нашей науки, соотносятся с различными взглядами на сущность индивида и биологической индивидуальности.

Адольф Эспинас и первые шаги зоосоциологии

Первое серьезное обобщающее исследование по нашей теме принадлежит французскому философу Адольфу Эспинасу. Его работа впервые вышла в свет в 1878 году, то есть немногим более, чем 100 лет назад. Полное название этой книги: «Социальная жизнь животных. Опыт сравнительной психологии с прибавлением краткой истории социологии». Надо сказать, что хотя эта работа неизменно цитируется всеми, пишущими по истории этологии, эти ссылки носят скорее дежурный характер.

Эспинас поставил перед собой грандиозную задачу – объединить в русле единых представлений и с привлечением единых принципов накопленные к его времени данные исторической социологии и сравнительной биологии. Будучи автором ряда историко-

философских трудов – таких, например, как «История экономических доктрин», Эспинас в то же время глубоко интересовался проблемой, выступающей в наше время под интригующим названием «проблемы соотношения биологического и социального».

Эспинас совершенно справедливо отмечает, что на протяжении всей истории развития человеческих знаний, начиная с античных времен (по крайней мере с IV века до новой эры) величайшие умы человечества искали аналогии между человеческим обществом и сообществами животных. «В то время как натуралисты, – пишет Эспинас, – подчиняясь безотчетной необходимости обобщений, сравнивали животные общества с человеческими, политики, движимые теми же побуждениями, уподобляли человеческие общества общинам животных». К сожалению, продолжает автор, ни те, ни другие не стремились выработать общие принципы такого рода сопоставлений, и тем самым все более увеличивали путаницу.

Но значит ли это, что сама попытка сопоставлений бесплодна? Отнюдь нет. «Не существует науки частного!», – восклицает Эспинас. «Две указанные группы фактов, обладающие несомненной аналогией и обозначаемые одним и тем же словом, могут уясниться для нас лишь тогда, когда они будут сведены к одному закону, вытекающему из их общих свойств»

Этот закон Эспинас предлагает искать, выражаясь современным языком, в основных структурных принципах организации надиндивидуальных образований, каковым и является каждый социум. Зоосоциология, по мнению Эспинаса, должна представлять

	ЭЛЕМЕНТАРИЗМ, АТОМИЗМ, МЕХАНИЩЗМ		ХОЛИЗМ, ОРГАНИЗМИЗМ, СИСТЕМНЫЙ СТИЛЬ МЫШЛЕНИЯ
КЛАССИЧЕСКАЯ ЭТОЛОГИЯ			**A.Espinas 1878** 1. Место зоосоциологии в общей системе знаний 2. Индивид в его отношении к социуму
	K. Lorenz 1931–1935 4. Механизмы общения		**W.C.Allee 1931–1938** 3. Границы биосоциальности
	N. Tinbergen 1951 5. Адаптивная эволюция механизмов общения		
СОЦИОБИОЛОГИЯ	**W.D. Hamilton 1964** 7. Генетическая теория эволюции социального поведения Возникновение эусоциальности (альтруизм)	СОЦИОЭТОЛОГИЯ	**V.C. Wynne-Edwards 1962** 6. Социальное поведение как популяционный механизм гомеостаза
	E.O. Wilson 1975 8. «Новый синтез»		**J.H. Crook 1970** 9. Концепция «социо-демографической системы»

собой не введение, а первую главу общей социологии. Но не будет ли при этом зоосоциология дублировать деятельность биологии? На этот вопрос Эспинас отвечает так: «Между многими особенностями, характеризующими организованные тела, наиболее важны питание и воспроизведение. Социология не изучает ни того, ни другого из них; она занимается только самым общим свойством организованных тел – свойством группировки для содействия той или другой из этих функций, что придает ей специфическую роль даже в исследовании тех явлений, где она встречается с наукой о жизни – биологией». Итак, предмет зоосоциологии – это специфика связей между элементами внутри некоего организованного целого; связей, которые складываются в момент образования тех или иных группировок животных и способствуют их дальнейшему существованию и биологическому функционированию.

Следующий вопрос, стоящий перед Эспинасом, связан с тем, что же представляют собой те элементарные «кирпичики», при выделении которых из целого мы еще не теряем сущности самого целого. В социологии человека издавна бытовала точка зрения, что таким кирпичиком является индивид. Однако, эта позиция принималась далеко не единогласно. Например, по мнению Аристотеля, элементарной единицей в человеческом обществе является не индивид, а супружеская пара, ибо индивид сам по себе не полон и необъясним из самого себя. Гегель также считал, что род реальнее индивида. Эта позиция близка и самому Эспинасу, и он последовательно отстаивает ее в своей книге.

Эспинас всячески подчеркивает, что, когда мы обращаемся к растительному и животному миру, проблема расчленения сообщества на элементарные составляющие усугубляется тем, что далеко не всегда ясно, что такое «индивид». Здесь пищу для размышления дает богатейший опыт биологии, накопленный в период ее бурного развития во второй половине XIX столетия.

В 40-х–50-х годах прошлого века ботаники М. Шлейден и Т. Шванн обнаружили, что все живые организмы состоят из клеток. Когда ими была высказана мысль, что вся жизнь растения – в жизни составляющих его клеток, стало возможным считать элементарным организмом саму клетку. Вскоре выдающийся немецкий ученый Р. Вирхов создал на этой основе так называемую «теорию клеточного государства». «Всякое животное, – писал он, – есть сумма живых единиц, каждая из которых несет в себе все необходимое для жизни». Эта, по существу, атомистическая концепция оказала, как мы увидим ниже, сильное влияние на развитие взглядов Эспинаса.

В его время зоологам уже были хорошо известны удивительные существа, о которых нельзя было с какой-либо определенностью сказать, являются ли они индивидами в строгом смысле слова, или же своеобразными колониями органически связанных друг с другом особей. Таковы, в частности, так называемые сифонофоры из числа морских кишечнополостных. Подобно дереву с его корнями, ветвями и листьями, в едином теле сифонофоры объединяются «индивиды-органы», одни из которых только захватывают пищу, другие выполняют функцию размножения, третьи защищают сифонофору от хищников, четвертые обеспечивают ее перемещения в толще воды. В 1866 г. крупнейший немецкий биолог Э. Геккель назвал такие «индивиды-колонии» кормусами. Позже слагающие их «индивиды-органы» получили название зооидов.

В результате всех этих и многих других открытий в биологии проблема соотношения коллективного и индивидуального становилась все более и более запутанной. В конце XIX века в «Диалектике природы» Ф. Энгельс писал: «Понятие индивид превратилось в совершенно относительное. Кормус, колония, ленточный глист, а с другой стороны – клетка и метамера как индивиды в известном смысле».

В своей книге, которая была почти что ровесницей «Диалектики природы», Эспинас так разъясняет читателю эту мысль: «Мы принимаем за тип индивидуальности са-

мих себя и отказываем в ней всякому существу, слишком удаленному от этого типа. Как только то или другое существо перестает иметь определенные очертания и обладать независимыми движениями, мы уже не представляем его себе “индивидом”».

Между тем, пишет Эспинас, индивидуальность имеет разные степени. Следуя взглядам Вирхова, он считает, что в качестве элементарного индивида следует рассматривать клетку, которая и есть далее неделимый биологический атом. Отсюда индивидуальность многоклеточного животного – это уже своего рода коллективная индивидуальность. В пользу этого говорит и то обстоятельство, что в организме многоклеточного животного всегда существуют клетки, сохраняющие относительную автономию и способность к активному передвижению внутри тканей. Таковы, например, амебообразные блуждающие клетки у губок, спермин и т.д.

Особое внимание Эспинаса привлекают такие кормусы, в которых наряду с индивидами-зооидами можно выделить некие образования, обслуживающие кормус в целом. Эти структуры могут выполнять, например, экскреторную функцию (такова общая клоака в колонии асцидий) или служат целям локомоции – как в случае так называемой ползательной подошвы в подвижных колониях некоторых мшанок.

Обсуждая такого рода явления на примере колонии восьмилучевых кораллов, Эспинас пишет: «Рядом с собственной индивидуальной жизнью полипов совершается другая, независимая от индивидуальности каждого обитателя колонии и принадлежащая всему полипнику, который может рассматриваться в этом случае как одно существо. Нельзя не видеть, что уединенный индивид теряет свои права перед правами общины, когда он отдал ей свою долю деятельности».

Функционально гетерогенные колонии кишечнополостных, мшанок, оболочников и т.д. – это блестящая иллюстрация подчиненности части целому, индивида – сообществу. Тот же принцип Эспинас находит в семьях термитов, пчел и муравьев, которые состоят уже из морфологически автономных, но социально и функционально неотделимых друг от друга индивидов. Автор пытается идти дальше и включить в тот же ряд группировки высших позвоночных, но здесь, в связи с почти полным отсутствием достоверных данных, его рассуждения приобретают налет натурфилософской схоластики. И все же основная мысль абсолютно ясна, и Эспинас иллюстрирует ее по аналогии с человеческим обществом: «Не индивиды создают общество, а общество создает индивидов, потому что они существуют только в обществе и для общества».

Э. Геккель в своей «Общей морфологии организмов» (1866) выделял 6 классов органической индивидуальности. Индивидами первого класса являются клетки, второго – органы, и т.д. Особь в нашем обычном понимании – это индивид пятого класса, а индивид шестого порядка – уже известный нам кормус.

Вопросы, поднятые Эспинасом в плане изучения истоков биосоциальности, остаются животрепещущими и сегодня. По словам выдающегося отечественного зоолога В.Н. Беклемишева, «понятие органической индивидуальности несомненно является одним из основных понятий биологии». Эта тема послужила исходным моментом для создания так называемой «колониальной теории» происхождения многоклеточных из одноклеточных, связанной с именами Э. Геккеля, И.И. Мечникова и других крупных ученых. Проблематика коллективной индивидуальности оказалась чрезвычайно многоплановой и сложной. Формирование в эволюции надиндивидуальных образований типа кормусов влечет за собой увеличение специализации слагающих их зооидов. Этот процесс, ведущий по словам Беклемишева? к все большему возрастанию индивидуальности кормуса, Эспинас понимал как «переход от бессвязной однородности к определенной и сплоченной разнородности». Данный принцип, несомненно, имеет место и при формировании в эволюции высоко интегрированных социальных коллективов многоклеточных животных, как беспозвоночных, так и позвоночных. Посмотрим, что было

сделано в сфере изучения такого рода процессов в ходе дальнейшего развития зоосоциологии.

Уордер Олли и вопрос о границах биосоциальности

Ровно через 60 лет после появления книги Эспинаса, в 1938 г. вышла в свет другая работа под таким же названием: «Социальная жизнь животных». Она принадлежала перу профессора Чикагского университета Уордера Олли. В этой важной работе были обобщены как исследования самого автора за 26 лет его научной деятельности, так и главное из того, что было сделано в зоосоциологии со времен Эспинаса.

Несколько слов о самом авторе. Его первая крупная работа под названием «Агрегации животных» была опубликована в 1931 г. В 1949 г. в соавторстве с четырьмя другими учеными Олли опубликовал широко цитируемую книгу «Принципы экологии животных», а в 1951 г. – свою последнюю работу «Экологическая зоогеография» (в соавторстве с К. Шмидтом). Таким образом, Олли оставил весьма заметный след в общей зоологии и экологии.

Чтобы кратко обрисовать общее состояние отраслей науки, имеющих отношение к нашей теме, к моменту выхода в свет книги «Социальная жизнь животных» и уяснить себе общую направленность этой работы, полезно познакомиться с цитируемыми в ней источниками. Распределение их по годам (рис. 1) может в известном смысле служить указанием на рост интереса к зоосоциологии примерно на рубеже первой и второй декад нашего века.

Из этого рисунка видно, что Олли был хорошо знаком с исследованиями по социологии человека. Подобно Эспинасу, он выступал пропагандистом создания общей социологии. Олли в значительной степени принадлежит заслуга внедрения демографии, родившейся при изучении человеческих популяций, в экологию и социологию животных.

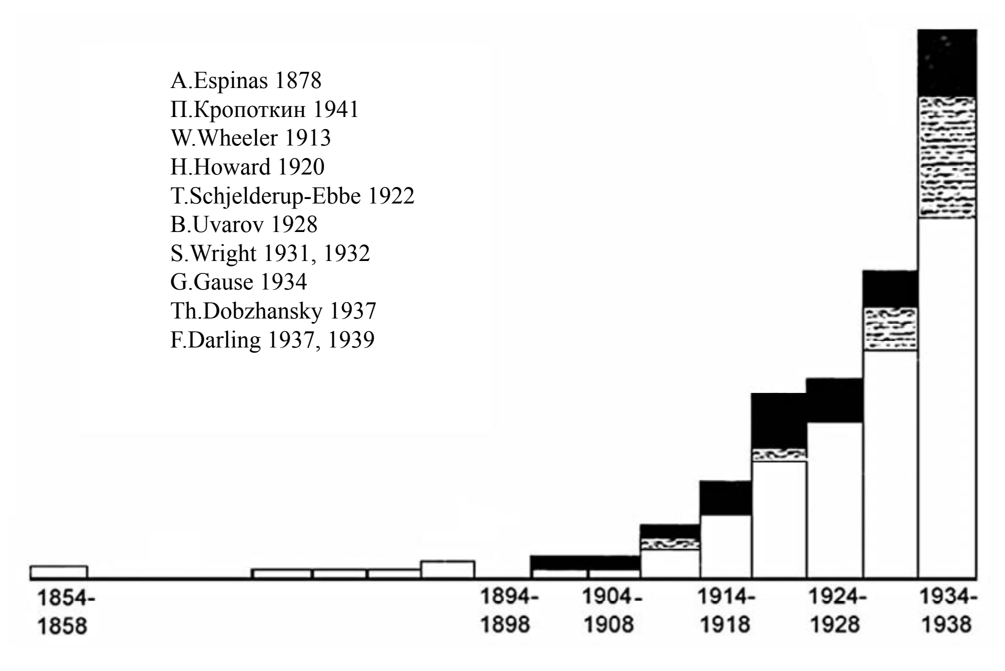


Рис 1. Распределение по годам литературных источников, цитированных в книге Олли (Allee, 1938). Штриховкой показаны работы самого Олли, черным – работы по социологии и демографии человека.

На рис. 1 приведен также перечень имен тех ученых, которые к моменту появления книги Олли внесли важный вклад в развитие интересующей нас темы. Мы видим в этом перечне и имена четырех наших соотечественников – П.И. Кропоткина, Б. Уварова, Г.Ф. Гаузе и Ф. Добржанского. Первый всячески подчеркивал важность кооперативных отношений в сообществах животных. Гаузе внес большой вклад в разработку принципов биологической конкуренции. Добржанский, вместе с Райтом, является одним из основателей популяционной и математической генетики. Уваров открыл явление одиночной и стадной фаз у саранчи.

Уиллер – крупный специалист по социальным насекомым. Говард – один из основателей представлений о территориальности. Дарлинг выдвинул идеи социальной стимуляции размножения в тесных скоплениях животных.

Каковы же основные особенности и итоги деятельности школы Олли в 30-е годы, в отличие от того, что мы видели у Эспинаса? Как я уже говорил, работа последнего по самой сути подходов его времени, носит, в известной степени, натурфилософский характер. Для Олли главным методом исследования является эксперимент – что вообще характерно для американской науки о поведении с самых первых шагов ее становления. Эспинас в своем изложении пользуется в целом обыденным языком. У Олли мы уже видим довольно обширную специальную терминологию. Используются такие понятия, как популяция, численность и плотность популяции, иерархия, порядок ранжирования, территория, эффект массы, социальный гормон, социальное облегчение и т.д. Экспериментальный подход и начало создания специального научного языка знаменуют собой переход зоосоциологии от умозрительной к истинно научной стадии развития.

В своей концепции Олли вслед за Кропоткиным подчеркивает важность кооперативных отношений – в противовес господствовавшим в его время представлениям о кровавой борьбе за существование. Еще более существенный момент – идея о влиянии плотности популяции на биологический успех индивида. Хотя в то время мысль об отрицательном влиянии переуплотнения на рост, репродукцию и некоторые другие характеристики была уже не новой, почти ничего не говорилось об отрицательной роли чрезмерно низкой плотности, или недонаселения. В целом ряде изящных экспериментов с самыми разными видами животных – от простейших до млекопитающих, Олли продемонстрировал этот второй эффект. Отсюда – хорошо известный «принцип Олли». Из принципа Олли вытекает идея оптимальной плотности – не слишком низкой и не слишком высокой.

Говоря о взглядах Олли, мне бы хотелось обратить особое внимание на то, как именно он решает вопрос о предмете нашей науки и, следовательно, о границах ее компетенции. Речь идет по существу о том, как определить понятия «социальное поведение» и «социальный вид». Здесь нам придется проследить аргументацию Олли более детально.

Вслед за Эспинасом Олли считает, что поскольку, строго говоря, нет животных в полном смысле одиночных, биосоциальность в той или иной степени свойственна всем видам животных и в какой-то мере – даже растениям. Отсюда вопрос ставится так: можно ли внутри этого континуума провести естественную границу между субсоциальными видами и такими, которые интуитивно принято считать истинно социальными. К числу последних прежде всего относятся общественные насекомые. Заранее скажу, что ответ дается отрицательный – эта граница может быть лишь абсолютно условной, основанной только на договоренности между учеными.

Аргументируя свою позицию, Олли разбирает три критерия социальности. Это, во-первых, обладание так называемым социальным инстинктом; во вторых – развитость семейного образа жизни, третий критерий – разделения обязанностей между членами некой группировки животных.

По поводу приверженности ряда ученых идее социального инстинкта Олли пишет, что к счастью ее разделяют сравнительно немногие исследователи. Для Олли-экспериментатора этот критерий и не может казаться практически полезным, ибо само понятие «инстинкта» крайне расплывчато.

Переходя ко второму критерию – степени развития семейной жизни, Олли пишет, что и здесь нет никакой фиксированной точки или области, где бы мимолетные половые отношения внезапно сменялись возникновением прочной семьи. Примеры, подтверждающие эту мысль, легко найти в любом хорошо изученном таксоне.

Остается, таким образом, третий критерий – биологическое разделение труда. Однако, как указывает Олли, разделение обязанностей начинается уже на том этапе развития жизни, когда возникает феномен пола и полового размножения. Выражаясь современным языком, самец и самка у подавляющего большинства видов являются носителями принципиально разных социальных ролей. При этом, пишет Олли, предваряя выводы многих гораздо более поздних исследователей, самки зачастую оказываются гораздо более социальными, или социабельными, чем самцы.

Таким образом, для Олли совсем не очевидно, где кончается половое разделение обязанностей и начинается социальное разделений функций. С давних пор эталоном второго служили отношения в общинах социальных насекомых. Но и там, пишет Олли, явление каст тесно связано с феноменом пола. Например, у муравьев и пчел социабельные самки делятся на репродуктивных и функционально бесполых, или рабочих особей. Третью касту составляют гаплоидные самцы – трутни, выполняющие в основном половую, а не социальную функцию.

Явления, подобные кастовому полиморфизму, или полиэтизму общественных насекомых, можно видеть и у других животных, у которых детерминация пола зависит от сиюминутной внутрипопуляционной, социальной обстановки.

Эту мысль Олли иллюстрирует несколькими примерами, на одном из которых я остановлюсь подробнее. Речь идет о брюхоногом моллюске *Crepidula furnicata.* Для него характерно явление протандрии: каждая особь на начальных стадиях является сначала бесполой, затем становится функциональным самцом, а по достижении определенного возраста превращается в самку. Самцы, обладающие мелкими размерами, стремятся найти себе подобных и затем остаются в составе тесных контактных групп, включающих в себя нескольких особей обоих полов и индивидов на переходной стадии от самца к самке. С самкой могут одновременно спариваться несколько самцов.

Важно то, что самцы, участвовавшие в спариваниях, быстрее превращаются в самок, чем те, которые не смогли найти полового партнера. Это было показано как экспериментально, так и на основе полевых данных. В результате у *Crepidula* соотношение полов оказывается различным в разных популяциях.

Олли приводит много других примеров влияния социального окружения и плотности популяции на дифференциацию пола отдельных особей. Я приведу пример, неизвестный Олли. У многих рыб смена пола в онтогенезе идет прямо противоположным путем, нежели у *Crepidula*: молодая особь сначала является самкой, а затем превращается в самца (протогиния). Таковы, в частности, коралловые рыбы *Anthias squamipinnis*, живущие гетеросексуальнымими группами различной величины. Иногда это полигиническая ячейка, включающая одного самца и нескольких самок, иногда группировки из нескольких сот особей с отношением числа самцов к числу самок, равным примерно 1:9. Если изъять самца из полигинической группы, одна из самок превращается в самца обычно меньше, чем за неделю. При изъятии нескольких самцов из большой группы самцов за столь же короткий период превращается ровно столько самок, сколько изъято самцов.

Нельзя не видеть здесь явных аналогий с явлением регулирования состава семьи у общественных насекомых. По словам Олли, у термитов *Zootermopsis* в семье, только

что основанной парой особей, в первый год появляется лишь один солдат. Если его изъять из гнезда, его отсутствие компенсируется появлением нескольких (до 6) других солдат. Однако, эффект компенсации не будет столь силен, когда разросшаяся семья включает в себя уже многие сотни особей. Олли полагает, что в последнем случае имеет место своеобразный эффект «разбавления» и, соответственно, гипофункции некой субстанции, или, как он выражается, социального гормона, способного подавлять развитие в семье излишнего числа солдат.

Каким бы высокоспециализированным ни был этот механизм регулирования кастового состава, он, по мнению Олли, имеет определенную аналогию с гораздо более простыми эффектами группы. К числу таких эффектов относится, например, увеличение устойчивости к растворенным в воде вредным веществам в больших группах рыб по сравнению с малыми группами и особями-одиночками.

Поиски такого рода внешних аналогий отнюдь не являются самоцелью. Это важный методологический прием, позволяющий логически представить возможные пути эволюционного развития сложных регуляторных механизмов с того момента, когда эти механизмы, находясь в самом зачаточном состоянии, строго говоря, еще не являются самими собой. В этом смысле весьма продуктивная позиция Олли является повторением и развитием идей Эспинаса о необходимости изучать не только высокоразвитые формы социальной жизни, но и ее самые зачаточные проявления.

Продуктивность такого подхода Олли иллюстрирует на примере становления развитой социальной системы термитов из простых скоплений особей в местах обилия пищи, как мы видим это у нашего обычного рыжего таракана. Гипотетическая промежуточная стадия представлена, по мнению Олли, некоторыми субсоциальными видами тараканов, которые, подобно термитам, питаются клетчаткой. И у этих тараканов и у термитов пищеварение и выживание особи возможно лишь в случае присутствия в ее кишечнике симбиотических жгутиковых простейших, перерабатывающих клетчатку. Новорожденные насекомые лишены простейших и могут получить их при контакте с линной шкуркой взрослой особи (у *Cryptocercus*) или от другого имаго у термитов. Однако, взрослые особи *Cryptocercus* не линяют, почему изолированная их пара, состоящая из самца и самки, не способна положить начало новому дему. У термитов имаго теряет простейших при каждой линьке, и в этом случае присутствие других особей представляет собой жизненную необходимость для каждого. Вместе с тем, самец и самка с простейшими в их кишечнике способны основать новую колонию, что способствует поддержанию саморазвивающейся социальности у термитов, в отличие от *Cryptocercus*.

Вклад классической этологии в изучение социального поведения

Как раз в период между 1931 и 1938 гг., которые являются датами выхода в свет двух первых обобщающих работ Уордера Олли в США, по другую сторону океана возникло еще одно направление в изучении поведения – именно, классическая этология. Ее рождение можно условно датировать 1931 г., когда в немецком «Орнитологическом журнале» 28-летний Конрад Лоренц опубликовал свою первую крупную работу: «Об этологии общественных врановых». В 1935 и 1937 гг. вышли две другие его основополагающие статьи – «Компаньон в мире птиц» и «Формирование науки об инстинкте», а в 1938 г. совместная статья К. Лоренца и Н. Тинбергена о роли врожденных компонентов в организации целостного поведения.

Вопреки тому обстоятельству, что Олли и Лоренц создавали свои концепции практически одновременно, сущность их подходов оказалась совершенно различной. Для Олли, как мы видели, противопоставление между врожденным и приобретенным поведением – вещь второстепенная, и он старается по возможности обойти этот вопрос,

если не может изучить его экспериментально. Для К. Лоренца и Н. Тинбергена априорное разграничение между врожденными и приобретенными компонентами поведения и установление отношений между этими компонентами – основа всех дальнейших построений. Отсюда – и все прочие фундаментальные различия во взглядах американской и европейской школ. Для Олли слово «инстинкт» попахивает схоластикой, это своего рода «убежище незнания», тогда как Лоренц и Тинберген создают важную концепцию, именуемую ими «современной теорией инстинкта».

Олли подчеркивает лабильность поведения индивида, известную непредсказуемость этого поведения, обязанную изменчивости того социального окружения, или социального климата, в котором живет индивид. В противоположность этому, этологи европейской школы акцентируют внимание на стереотипных аспектах социального поведения, на его консервативных видоспецифических свойствах.

Олли и его коллег интересуют прежде всего последствия, проистекающие из взаимодействия индивидов, объединенных в группы. Лоренц, Тинберген и их школа концентрируют внимание не столько на последствиях взаимодействий, сколько на тонких механизмах этих взаимодействий. Олли интересует структура группировки при разных показателях численности и плотности популяции, Лоренца и Тинбергена – поведение данного индивида в присутствии тех или иных особей своего вида. В центре внимания американской школы лежат всевозможные популяционные эффекты группы и массы, тогда как европейские исследователи анализируют динамику поведения особи в парных взаимодействиях.

Я не буду более подробно останавливаться на содержательной стороне этологической концепции, ибо она полнее других освещена в нашей литературе (Панов, 1975); следует подчеркнуть лишь некоторые методологические аспекты. В чем элементаристская направленность классических этологов? На мой взгляд, в стремлении рассматривать социальное поведение как цепь дискретных событий, каждое из которых постоянно и устойчиво в своих проявлениях. Это постоянство отражено в жесткой типологизации некоторых главных типов взаимодействий – таких, например, как территориальный конфликт, выявление доминанта и подчиненного, образование пары, копуляция и т.д. Стереотипность взаимодействий внутри каждого их класса отражена уже в предложенном Лоренцем перечне пяти типов «компаньонов» по взаимодействию: компаньоны-родители, компаньоны-дети, компаньоны-супруги, социальные компаньоны.

По мнению этологов классической школы, взаимодействие каждого типа осуществляется как детерминированный двусторонний обмен стереотипными сигналами. Эти сигналы названы «фиксированными комплексами действий». Именно стандартные типы взаимодействий и стандартные коммуникативные знаки, жестко детерминированные генетически, и являются здесь теми далее неделимыми элементами, к которым сводится вся или почти вся жизнь в социуме.

Ничего похожего мы не находим у Олли, позиция которого, ориентированная на динамизм целого, выглядит гораздо более диалектичной, чем подход классических этологов, явно тяготеющий к механицизму. Важно однако то, что не являясь достаточно адекватным для анализа социальных отношений во всем их многообразии, этот последний подход – именно в силу своей типологичности, сыграл и продолжает играть огромную роль в таксономии поведения и в систематике вообще. Он дал также очень много для анализа индивидуального поведения.

Исследования этологов по организации индивидуального поведения имеют непреходящую ценность. Найденные здесь общие принципы неизбежно модифицируются с развитием наших знаний, но без них неосуществимы дальнейшие исследования по фундаментальной проблеме «индивид и социум». К сожалению, сегодня это нередко упускают из виду. Однако этологический подход, ориентированный на индивида и на его

взаимодействия со своим окружением – в том числе с другими особями, был явно недостаточен для всестороннего изучения феномена биосоциальности. Время требовало того, чтобы в центре внимания исследователей поведения оказалась популяция, как целостная система надорганизменного уровня.

Веро Винни-Эдвардс и идея внутрипопуляционного гомеостаза

Новый подход был наиболее последовательно (возможно, даже слишком последовательно) проведен в нашумевшей книге Веро Винни-Эдвардса «Размещение животных под воздействием социального поведения». В момент выхода ее в свет в 1962 г. ее автору, профессору университета в шотландском городе Абердине, было 56 лет. В литературе по поведению животных эта книга, на протяжении последующих 20 лет была одной из наиболее цитируемых работ. Это толстый том объемом около 650 страниц. Список использованной автором литературы включает свыше 840 источников (рис. 2).

Анализ цитированных источников интересен для нас в двух отношениях. Во-первых, мы видим, что автор широко использует зоологическую литературу прошлого, что свидетельствует о его широкой биологической образованности и, отчасти, возможно, о

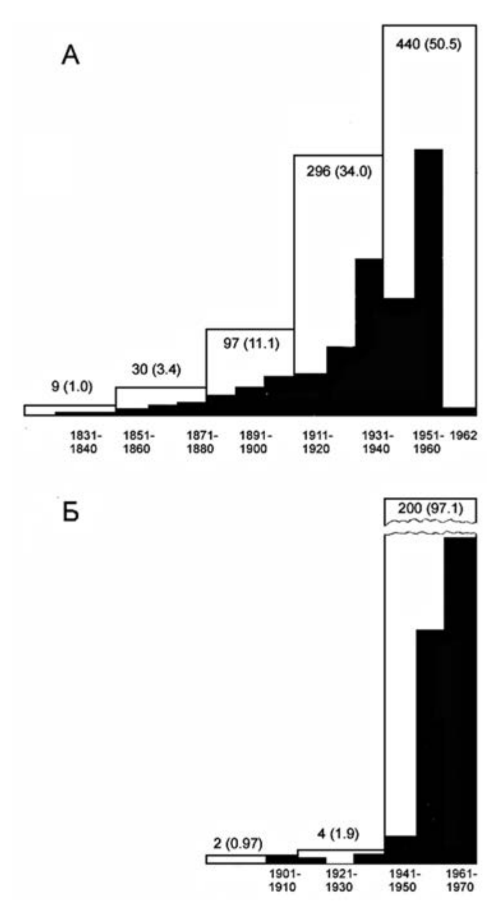


Рис.2. Распределение по десятилетиям (зачерчено) и по тридцати- и двадцатилетиям (контурная линия) литературных источников, цитированных (А) в книге В. Винни-Эдвардса (Wynne-Edwards, 1962) и (Б) в статье А. Уотсона и Р. Мосса (Watson, Moss, 1970). Цифры – количество источников, в скобках – проценты.

дефиците более современных специальных исследований по интересующей его теме. Например, работы, опубликованные в период с 1911 по 1940 гг. составляют в списке литературы около 34%. (В приведенном на рис. 2 анализе библиографии к статье А. Уотсона и Р. Мосса, посвященной близкой теме и написанной через 8 лет после выхода в свет книги Винни-Эдвардса, цитирования 1911–1940 гг. составляют менее 2%).

Во-вторых, анализ литературы, использованной Винни-Эдвардсом, позволяет уяснить себе, в какой степени более ранние авторы оказали влияние на развитие его взглядов. Можно видеть, что Винни-Эдвардс широко цитирует работы экологов – таких как Ч. Элтон, Х. Клюйвер, Д. Лэк, А. Николсон. Знакомы ему исследования Г. Селье, обосновавшего концепцию стресса, точнее – общего адаптационного синдрома, и работы Дж. Кристина и Д. Читти, попытавшихся обосновать в 50-х годах идею о влиянии социального стресса на плотность и на генетический состав популяции.

Основная идея Винни-Эдвардса состоит в том, что все формы и типы социального поведения выполняют по существу одну и ту же главную, если не единственную функцию. Эта функция – *обеспечения* популяционного гомеостаза, иными словами – поддержания плотности и численности популяции на неком оптимальном уровне. Именно за счет этого, по мнению автора, популяция, как организованная система, сама предохраняет свою среду от переэксплуатации.

Один из механизмов, устраняющих опасность переэксплуатации среды, Винни-Эдвардс усматривает в явлении территориальности. Особи, сумевшие захватить и удержать территорию, оказываются обладателями избыточных ресурсов, которые они не в состоянии использовать полностью. Другие, лишенные собственных участков, остаются на положении аутсайдеров, подверженных гибели от голода, хищников и т.д. Этот неравный доступ к ресурсам служит основой так называемого социального отбора.

Важно и то, что переход части особей в разряд аутсайдеров не обязательно осуществляется насильственным путем. По мнению Винни-Эдвардса, особь обладает способностью оценивать плотность популяции. Если эта плотность высока, индивид сам отказывается от попыток захвата территории и от последующего размножения.

Эта способность адекватно оценивать плотность популяции названа эпидеиктическим поведением, что в переводе с греческого означает нечто вроде «представления и анализа выборки» (эти понятия заимствованы из статистики).

Постулировав такую способность, Винни-Эдвардс пытается уяснить возможные механизмы ее эволюционного становления. Это трудно сделать, ставя во главу угла индивидуальный успех особи, поскольку особи-аутсайдеры своими руками обрекают себя на неуспех и даже на гибель. Винни-Эдвардс приходит к выводу, что биологический успех группы – именно, гарантия ее будущего выживания, и есть тот выигрыш, который дает социальное поведение. В рамках его концепции единицей эволюции оказываются не особи, а группы. Вместо отбора особей для объяснения становления социального поведения вводится групповой отбор.

Не останавливаясь на спорных местах и недостатках этой модели, подчеркну лишь, что в нашей схеме она выступает как сугубо организмическая концепция, основанная на холистическом подходе к пониманию социума. Во главу угла ставятся процессы, происходящие в группах особей, а поведение индивида выводится из особенностей групповой структуры. Важно отметить также, что акцент у Винни-Эдвардса в значительной степени смещен с анализа групповых структур, как таковых, на попытки объяснения их эволюционного становления.

Социобиология Уильяма Гамильтона и Эдварда Вильсона

В противовес организмической концепции Винни-Эдвардса и почти одновременно с ней, всего лишь двумя годами позже, в 1964 г., была выдвинута другая доктрина,

которая в рамках нашей схемы может рассматриваться как предельно элементаристская. Это так называемая «генетическая теория эволюции социального поведения», построенная английским натуралистом Уильямом Гамильтоном. Также, как и Винни-Эдвардс, Гамильтон поглощен не столько анализом сегодняшних событий в группировках животных, сколько историей их становления в эволюции. У него эта тема становится главной и самодавлеющей. Однако в отличие от Винни-Эдвардса, Гамильтон считает, что нет никакой необходимости в постулировании группового отбора, поскольку все можно объяснить через индивидуальный успех особи. Если у Винни-Эдвардса специфика поведения особей обеспечивает успех группы, как единого целого, то по Гамильтону все происходит как раз наоборот: существование в составе группы способствует в основном успеху особи.

В отличие от других неодарвинистских концепций, успех индивида оценивается здесь даже не столько числом оставленных им потомков, сколько числом особей, которые так или иначе станут носителями генов, свойственных данному индивиду. Он может увеличивать долю носителей своих генов эгоистическим путем, размножаясь максимально возможными темпами, либо обходным, «альтруистическим» путем, способствуя выживанию своих близких и дальних родственников. Итак, по мнению Гамильтона, можно провести резкую линию между несоциальными и социальными видами. С этой точки зрения становление истинной социальности происходит в тот момент когда в популяции появляются абсолютные альтруисты – т.е. такие индивиды, которые вообще не размножаются сами, а лишь заботятся о своих родичах, сохраняя в них для потомства свой собственный «ген альтруизма». В этом суть введенных Гамильтоном представлений о совокупной (или итоговой) приспособленности индивида и о родственном отборе (см. Панов, 1983).

Вся концепция построена по аксиоматическому принципу, на базе теорем математической генетики, некогда созданной на основе и для анализа существенно иных сфер биологической действительности. Это обстоятельство делает ненужным для данной гипотезы почти все то, что было сделано ранее в области зоологического изучения социального поведения. Автоматически исчезает интереснейшая проблема органической индивидуальности. Граница между социальностью и несоциальностью проводится абсолютно однозначно. От классических этологов взята лишь идея наследственно детерминированного поведения и оставлена практически без внимания одна из самых интересных и перспективных тем – именно, изучение закономерностей динамики поведения во времени (в частности, в ходе онтогенеза) и его изменений под влиянием смены социальной обстановки.

Почти все связи с богатейшими прошлыми достижениями биологии оказываются обрубленными. Целостный феномен биосоциальности со всем богатством его внутренних связей исчезает, он распадается на некие поведенческие «признаки», каждый из которых управляется своим собственным генетическим детерминантом. Создается впечатление, что эта концепция узка, в целом абиологична и обладает малыми объяснительными возможностями. Правда, она поставила много вопросов, сформулированных в большом числе гипотез. Тем самым было стимулировано накопление обширного эмпирического материала. Однако этот материал, как правило, оказывается губительным для самих гипотез, находясь в явном противоречии с ним. И это не удивительно, принимая во внимание оторванный от реальности формалистический характер большинства социобиологических построений.

В 1975 г. вышла книга Эдварда Вильсона «Социобиология. Новый синтез». Это обзорная сводка объемом около 700 страниц. Если список цитированных источников у Олли составляет всего лишь 129 названий, у Винни-Эдвардса – 870, то у Вильсона он включает около 2500 источников.

Что же представляет собой книга Вильсона по существу, каковы ее связи с предшествующими этапами развития зоосоциологии, и можно ли считать ее органическим синтезом прежних знаний, как полагает сам автор? Обратимся к фактам. В самом начале первой главы под несколько неожиданным названием «Мораль гена» мы читаем: «Основная теоретическая проблема социобиологии состоит в том, чтобы понять, каким образом альтруизм, снижающий индивидуальную приспособленность особи, мог развиться в эволюции». Здесь же автор высказывает свое основное кредо: подобно тому, как цыпленок является для предшествующего ему яйца лишь средством произвести следующее яйцо, организм – это, по существу, не более, чем приспособление для сохранения и передачи генов. Из всего этого очевидно, что идеи Гамильтона – главенствующие в мировоззрении Вильсона.

В главе о коммуникации Вильсон аккуратно пересказывает также основы этологической концепции, причем местами – в ее наиболее архаичной форме. Третий компонент вильсоновской социобиологии – современная популяционная экология, в разработку которой сам Вильсон внес заметный вклад – в частности, важной и интересной книгой «Островная биогеография», написанной в соавторстве с Р. МакАртуром. В соответствующих местах Вильсон пересказывает свою книгу о социальных насекомых, которых он знает великолепно.

Итак, в эрудиции автору «Нового синтеза» отказать невозможно. Но действительно ли перед нами синтез предшествующих знаний? Складывается впечатление, что работа Вильсона скорее эклектична, нежели синтетична. Истинный синтез предполагает совмещение разных взглядов и концепций в такой форме, когда внутренне присущие им противоречия не только не затушевываются, но выявляются как можно более отчетливо. Именно это и дает науке стимул к дальнейшему развитию. Что касается книги Вильсона, то в ней мирно сосуществуют все предшествующие точки зрения – как атомистические по своей сути, так и организмические. Пожалуй, лишь взглядам Винни-Эдвардса, к которым Вильсон относится явно отрицательно, здесь не отведено достойного места. Интересно, что сам Вильсон называет себя холистом, с чем далеко не всегда можно согласиться. Очень многие его построения носят явно типологический характер, несомненно тяготея к элементаризму классической этологии и к генетическому атомизму Гамильтона.

Программа изучения социо-демографических систем в социоэтологии

Социобиология представляет собой сегодня достаточно влиятельное течение, хотя в самые последние годы наблюдается заметный спад его авторитетности. Но это не единственное сегодня направление. Ему идеологически противостоит иная концепция явно холистического толка. Это т.н. социоэтология, предмет и задачи которой были очерчены в начале 70-х годов оксфордским зоологом Джоном Круком.

И в отношении объекта своего исследования – популяции, и в отношении ее предмета (социальное поведение) социоэтология на первый взгляд мало чем отличается от социобиологии Гамильтона и Вильсона. Однако принципиальные подходы и общая расстановка акцентов там и тут во многом различны. Прежде всего, отношение к эволюционной проблематике у Крука более реалистично. Для него это не первая, а лишь вторая задача, выполнимая только после того, как достигнуто ясное понимание сущности систем, эволюцию которых предстоит изучать. Эти системы, построенные на сложнейших обоюдных связях между демографией и социальным поведением, обозначены Круком как социо-демографические системы. Для Крука характерно понимание социума как процесса, в котором индивидуальное развитие особей под влиянием обучения и социализации требует самого пристального внимания.

По существу, речь здесь идет об одной из самых сложных и важных проблем биологии: каким образом генотип, представляющий собой не более чем программу индивидуального развития, под воздействием поступающей извне информации реализуется в фенотип. В целом Круку чуждо примитивное понимание наследственности, как простой механической передачи признаков, в том числе и поведенческих.

Отсюда естественно следует вывод о том, что роль генетических факторов в детерминации социального поведения и внутригрупповой структуры сильно переоценена социобиологами. Причина такой переоценки, по мнению Крука, коренится в ложном (и даже обывательском) представлении, согласно которому структурные характеристики социума уподобляются «фиксированным комплексам действий» в классической этологии. Эти заблуждения, как считает Крук, сформировались под несомненным влиянием ряда изданий, рассчитанных на широкую и околонаучную публику – таких, например, как книга К. Лоренца «Об агрессии», Д. Морриса «Голая обезьяна», Р. Одри «Территориальный императив» (сейчас к ним можно добавить и книгу Р. Докинса «Эгоистический ген»). Эти работы, положившие начало идеям, подобным идее о врожденной агрессивности человека, Крук называет «псевдобиологическими». Сегодня эта псевдобиология человеческого поведения пышно расцветает в адаптированных для элиты работах Вильсона и его единомышленников.

Специализируясь на изучении дивергенции социо-демографических систем у приматов, Крук считает, что в их эволюции основную роль играли фенотипические адаптации, обязанные индивидуальному обучению и внутригрупповым традициям – тому, что в нашей литературе называют сигнальной преемственностью. Эти факторы стали по-

Рис. 3. Стратегия и методы исследования социо-демографической системы (из Krebs, 1979). Объяснения в тексте.

истине решающими на ранних стадиях антропогенеза. Генетический фактор в том прямолинейном виде, как его подает Гамильтон, играет, по мнению Крука, подчиненную роль.

Это совсем не значит, что мы должны игнорировать генетические аспекты социальной эволюции. Но здесь требуется развитие экспериментальной генетики поведения – взамен словесному жонглированию генетическими терминами – такими, например, как «мутации» неких абстрактных генов эгоизма и альтруизма.

Не останавливаясь более подробно на системе взглядов социоэтологии, я проиллюстрирую ее основные задачи, подходы и методы схемой из работы канадского исследователя Чарлза Кребса, посвященной многолетнему изучению социо-демографических систем полевки *Microtus townsendii* (рис. 3). Из этой схемы следует, что социоэтология таит в себе богатые перспективы, давая надежду на возможность глубокого понимания внутрипопуляционных процессов на основе комплексного применения этологических, экологических и генетических методов исследования.

***

В кратком обзоре более чем столетней истории научных поисков, открытий и разочарований трудно избежать известного схематизма и декларативности. Остается лишь надеяться, что мне хотя бы отчасти удалось показать, какое важное место занимает зоосоциология в общей системе биологических знаний. Эти твердые позиции уходят своими корнями в период начала бурного развития биологии, датируемого серединой прошлого столетия. Не удивительно ли, что проблематика, связанная с изучением социального поведения животных, которая кажется возникшей совсем недавно, почти что на наших глазах, имеет в действительности столь давнюю и непростую историю? Важно также подчеркнуть, что исследования социального поведения и групповых структур ни в коей мере не являются боковой тропинкой биологии. Эта тема прямо и непосредственно связана с такими фундаментальными проблемами биологии, как становление многоклеточности в филогенезе, формирование фенотипа в онтогенезе, саморегуляция сложнейших систем надорганизменного уровня.

Литература

Панов Е.Н. 1975. Этология – ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М.: Знание. 63 с.

Панов Е.Н. 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Мир. 423 с.

Эспинас А. (1878) 1898. Социальная жизнь животных. Опыт сравнительной психологии с прибавлением краткой истории социологии. Спб. 319 с.

Allee W.C. 1938. The social life of animals. N.Y. 293 p.

Crook J.H. 1970. Social organization and the environment: aspects of contemporary social ethology. Anim. Behav. 18: 197-2O9.

Hamilton W.D. 1964. The genetic evolution of social behavior. I, II. J. Theor. Biol. 7:1-16, 17-52.

Krebs Ch.J. 1979. Dispersal, spacing behaviour, and genetics in relation to population fluctuations in the vole *Microtus townsendii*. Fortschz. Zool. 25: 61-77.

Lorenz K. 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J.Ornithol. 83: 137-413.

Tinbergen N. (1951) 1969, The study of instinct. Oxf. 228 p.

Watson A., Moss R. 1970. Dominance, spacing behaviour, and aggression in relation to population limitation in vertebrates. Pp. 167-222 in: Animal populations in relation to their food resources (ed. A.Watson). Oxf.

Wilson E.O. 1975. Sociobiology: the new synthesis. Cambr. 697 p.

Wynne-Edwards *V.C.* 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh - Lnd. 650 p.

4. Эмпирический факт и его трактовки в этологии[1]

В этом сообщении речь пойдет об извилистых путях научного поиска и о роли исследователя, как интерпретатора доступной ему научной информации – будь то информация, полученная им самим, или же явившаяся плодом деятельности его предшественников и коллег.

Классическая этология и рефлексология И.П. Павлова

Сначала мы очень коротко познакомимся с общим состоянием современной науки о поведении и со всей сложностью существующей в ней сегодня обстановки. Затем рассмотрим силу влияний традиционных точек зрения на формирование взглядов отдельно взятых исследователей и целых научных коллективов. Этот пункт я проиллюстрирую только одним примером, который нам придется рассмотреть достаточно подробно. Пример, на котором я остановлюсь – одновременное существование двух достаточно весомых, и в то же время принципиально различных взглядов на природу коммуникации у медоносной пчелы. Далее мы попытаемся проанализировать причины популярности одной из этих позиций и непопулярности другой. И, наконец, я остановлюсь на некоторых методологических моментах, вытекающих из всего ранее сказанного, понимание которых весьма полезно, как я полагаю, для любого исследователя в его непосредственной научной работе.

Итак, что представляла собой наука о поведении животных в начале 1980-х годов? Хотя в широких кругах биологов и не биологов она именуется «этологией», это совсем не та этология, которая была создана в 1930-х – 1950-х годах К. Лоренцом, Н. Тинбергеном, К. Фришем и их соратниками и учениками. В эту пору своего отрочества этология (которую я впредь буду называть «классической» или «традиционной» этологией) всячески оберегала свой методологический аппарат и свои теоретические построения от чуждых влияний со стороны – согласно известному принципу: «Прежде чем объединяться, надо размежеваться». Процесс объединения, взаимной ассимиляции идея и методов этологии и ряда других дисциплин, в числе которых упомяну психологию, нейрофизиологию и популяционную экологию, начался 1960-х годах. Оптимисты называют этот процесс «синтезом», хотя как можно видеть на примере известной сводки Роберта Хайнда (1975) органического синтеза пока достигнуть не удалось (см. рецензию на книгу в этом сборнике).

Детище классической этологии и сравнительной психологии пока что, на мой взгляд, далеко от гармонии. Предмет этого комплекса описательных и экспериментальных дисциплин недостаточно строго ограничен, основополагающие понятия, созданные в рамках разных концептуальных схем, подчас плохо согласуются друг с другом, единый структурный костяк отсутствует.

Но независимо от того, будем ли мы называть идущий процесс объединения поведенческих наук синтезом или механической стыковкой, классическая этология в ходе этого процесса утратила от своего первоначального облика не меньше, если не больше, чем приобрела. И по мере того, как контакты тянущихся друг к другу дисциплин усиливаются, эти потери становятся все более значительными. Вот почему современный комплекс наук о поведении может быть лишь условно назван этологией.

В отличие от классической этологии, этот комплекс знаний пока что не располагает единой теорией, и при внимательном рассмотрении предстает перед нами как конгломерат многих школ и дисциплин, работающих в собственных, подчас мало совмести-

---

[1] Теоретические проблемы современной биолгогии. 1983, Пущино. Лекция, прочитанная на школе молодых биологов.

мых друг с другом научных традициях. В результате одно и то же явление, будучи обнаружено и описано, может оказаться весьма существенным и даже критическим для построений некой данной научной школы и ровным счетом ничего не значащим в построениях другой. Следуя обиходному пониманию факта, мы говорим, что «факт остается фактом» и что «факты – это упрямая вещь».

Однако на деле это не совсем так, а подчас – совсем не так. В методологии и логике науки «факт» понимают не как некий объект материального мира, а как элемент эмпирического уровня научного знания. В этом смысле «факт» – это научное положение, отображающее одну из многих сторон индивидуального объекта или конечной группы таких объектов. Согласно другому определению, «факт» есть проверяемое утверждение, выраженное в терминах той или иной концептуальной схемы. Отсюда следует, что некое наблюдаемое событие может стать «фактом» для той научной школы, теоретический язык которой позволит обозначить, назвать данное явление, – и уже тем самым включить его в систему ранее сложившихся в рамках этой школы теоретических представлений. Для другой школы, с иной системой описательных терминов и понятийного аппарата, данное явление окажется не фактом, а артефактом, который будут относить за счет каких-либо предубеждений описавшего его исследователя или же за счет неточности его наблюдений.

Ограничусь пока лишь одним примером. В классической этологии, квинтэссенция которой всегда была остающаяся чрезвычайно продуктивной идея о важности спонтанной активности организма, видное место занимали такие категории, как «реакция вхолостую» (в отсутствие внешнего стимула) и «смещенное поведение» (то есть проявление некой специфической активности в неадекватных ситуациях). Хрестоматийные случаи – попытки спаривания с неодушевленным объектом (например, с камнем) у рептилий и птиц или незавершенные кормовые движения у рыб и пернатых. Реальность этих явлений постоянно ставилась под сомнение рефлексологами павловской школы, для которых поведение представлялось как последовательность вынужденных ответов организма на внесшие воздействия. В этой системе взглядов не может быть кормового поведения в отсутствие корма или полового поведения в отсутствие полового партнера. По мнению рефлексологов, видимость вакуумной или смещенной активности возникает из-за того, что этолог-наблюдатель не учитывает косвенного воздействия на животных каких-то внешних факторов, игнорирует их. Таким образом, факты, критические для обоснования этологической концепции, рассматривались как артефакты в иной, конкурирующей с ней системе взглядов.

Важным звеном в теоретических построениях классической этологии была концепция ритуализации, призванная объяснить эволюционное становление и филогенетическое развитие коммуникации животных. В представлениях К. Лоренца, Н. Тинбергена и обширной плеяды их последователей так называемый «язык животных» отчасти подобен человеческому языку – в том смысле, что он может быть описан как набор дискретных сигналов, каждый из которых обладает собственным, достаточно определенным значением. Этологи классической школы считают, что для каждого данного вида характерно определенное число ритуалов, в чем-то подобных нашим ритуалам приветствия, знакомства, подчинения и т.д., так что каждой ответственной ситуации в жизни индивида соответствует свой, пригодный к данному случаю ритуал. В процессе эволюции ритуалы, формирующие язык вида, возникают из неритуальных, повседневных действий, не выполняющих непосредственных коммуникативных функций. Суть этого процесса может быть проиллюстрирована по аналогии с некоторыми средствами невербальной (неязыковой) коммуникации у человека. Когда ваш собеседник, сидящий напротив, хлопает ладонями по коленям, это расценивается как сигнал окончания беседы. Если немного пофантазировать, можно допустить, что такое сигнальное движение берет начало от чисто фун-

кционального движения, при котором человек опирается руками на колени, чтобы встать.

В период становления концепций классической этологии ритуализацию рассматривали как эволюционный процесс, в ходе которого под действием естественного отбора у каждого вида вырабатываются специфические, характерные движения и звуки, которые, в силу своей заметности, броскости и стереотипности, должны выполнять роль главных, если не единственных, коммуникативных сигналов. Однако эта в целом умозрительная схема в дальнейшем не получила ни более развернутого теоретического объяснения, ни достаточно весомого эмпирического подтверждения, и в настоящее время находится, как я полагаю, на стадии медленного умирания.

Веннер против Фриша в изучении коммуникации у пчел

Здесь важно отметить, что в пору своего становления эти идеи о ведущей сигнальной роли генетически запрограммированных, стереотипных ритуалов получили мощную поддержку и стимул к дальнейшему развитию с открытием так называемого «языка танцев» у пчел. Впоследствии автор этих исследований Карл Фриш был удостоен Нобелевской премии.

Идея Фриша (1980) всем хорошо известна, и я коснусь ее сути очень кратко. Движения пчелы, возвратившейся в улей с взятком, рассматриваются как символическое средство оповещения других особей о расстоянии до места, откуда прибыла эта танцовщица и о направлении к этому месту. Сигналами направления служат формы траектории танцующей пчелы и темп танца. При близком расположении источника нектара по отношению к улью танцующая пчела движется по кругу с периодическими изменениями направления, при большей удаленности источника корма (для медоносной пчелы порядка 50–100 м от улья) – по вытянутой восьмерке. При этом часть траектории пробега прямолинейна, и на этом участке пчела виляет брюшком и издает механические звуки с частотой около 15 Гц. Чем ближе источник корма, тем больше прямолинейных пробегов в единицу времени и тем короче длительность этой виляющей фазы танца. Согласно гипотезе Фриша, направление прямолинейного пробега указывает непосредственное направление к источнику корма при танце на горизонтальной поверхности на свету или же угол между направлением на солнце и направлением на источник корма – при танце на вертикальной поверхности сот, в полной темноте, царящей в улье. В последнем случае этот угол соответствует углу между вертикалью (или направлением силы тяжести) и направлением на точку горизонта, над которой находится солнце.

В дальнейшем я буду называть пчел-танцовщиц «опытными фуражирами», поскольку им уже известно место сбора взятка. Процесс, в ходе которого опытный фуражир после очередного возвращения в улей стимулирует других пчел на вылет за взятком, называется мобилизацией. Уже Фришу было известно, что мобилизация новичков не обязательно стимулируется танцем. Опытный фуражир в момент прилета в улей снабжает других пчел капелькой корма, информируя их о запахе принесенного им нектара. Это позволяет фуражирам новичкам вылетать на поиски нектара определенных видов растений. Таким образом, гипотетически как обонятельные стимулы, так и танец могут служить средствами мобилизации новичков. Однако, как полагал Фриш и как думают и сейчас многие его последователи, лишь танец дает новичкам информацию о том, куда именно им следует лететь за взятком.

Гипотеза Фриша, подтвержденная большим числом экспериментальных данных, оставалась почти общепризнанной на протяжении около 40 лет, до начала 60-х годов, когда появились серьезные сомнения в ее справедливости. Эти сомнения постепенно усиливались и послужили стимулом для формирования иной точки зрения на механиз-

мы коммуникации у пчел, которая наиболее последовательно развита в исследованиях американского исследователя Адриана Веннера и его коллег: Денниса Джонсона, Патрика Уэллса и ряда других, а также работавшего независимо от них Ларри Фризена (Wenner, 1974; Johnson, 1967; Wells, 1973; Friesen, 1973).

Здесь я подробно остановлюсь на последней работе Веннера, датированной 1974 г. и суммирующей результаты 15-летних исследований его группы. Статья называется «Передача информации у медоносной пчелы: популяционный подход». Веннер пишет, что когда он впервые получил данные, явно не укладывающиеся в гипотезу Фриша, первым его желанием было отбросить экспериментальный материал как неубедительный и ошибочный. Однако просмотр более ранней литературы и анализ экспериментов, призванных подтвердить идею Фриша, дал возможность Веннеру увидеть два важных обстоятельства. Во-первых, стала очевидной тенденция записывать в актив лишь те наблюдения, которые отвечали гипотезе и игнорировать другие, не укладывавшиеся в нее (как раз то, что сначала хотел сделать сам Веннер). Во-вторых, возникли веские подозрения, что результат эксперимента в значительной мере был предопределен характером его постановки.

Чтобы проверить, так ли это, Веннер сначала в точности повторил классический эксперимент Фриша и получил практически те же самые результаты. Четыре кормушки с пахучим раствором сахара одинаковой концентрации располагались в один ряд с ульем, с интервалами в 100 м. Меченые опытные фуражиры-вербовщики прикармливались только на одной из этих кормушек. Именно эту кормушку в дальнейшем посетила основная масса фуражиров новичков – именно, 74% от общего числа новичков, посетивших все кормушки.

Затем Веннер снова провел тот же эксперимент, но уже с участием пчел другой окраски из второго, контрольного улья, расположенного в 150 м от экспериментального. Как известно, пчелы из одного улья не могут посещать другие и, следовательно, не в состоянии при помощи танцев передать какую-либо информацию обитателям соседних ульев. Темные пчелы-вербовщики из экспериментального улья прикармливались только на одной из кормушек, светлые пчелы-вербовщики из контрольного улья – на всех кормушках. В ходе этого опыта выяснилось, что лишь 9% новичков из экспериментального улья посетили ту кормушку, о которой им, в принципе, могли бы сообщить вербовщики из их собственного улья. Основная масса новичков поровну (43% и 42%) распределилась по двум другим кормушкам, не известным пчелам вербовщикам, но зато наиболее близким к общему геометрическому центру для всех кормушек и, таким образом, к центру создаваемого ими ольфакторного поля. Интересно, что характер численного распределения новичков по кормушкам был весьма сходен для пчел из экспериментального (6, 43, 42 и 9%%) и из контрольного (2, 42, 50 и 4%%) ульев.

Итак, пчелы из контрольного улья не могли передавать в экспериментальный сведения об известных им кормушках, но тем не менее, смогли одним своим присутствием в районе кормушек изменить степень их предпочтительности для пчел из экспериментального улья. По мнению Веннера, это свидетельствует о важности пахучих запаховых трасс, оставляемых летящими пчелами, как фактора, организующего поисковое поведение пчел-фуражиров. Малая посещаемость новичками той кормушки, о которой опытные фуражиры в принципе могли сообщить им посредством танцев, указывает, по меньшей мере, что источник информации не является единственным, и что ничуть не меньшую роль могут играть координаты ольфакторного поля, создаваемого в местах сбора пищи деятельностью всей популяции пчел-фуражиров. И, наконец, стало очевидным, что высокая воспроизводимость опытов Фриша в некоторых частных условиях еще не может служить доказательством того, что пчелы с помощью танцев могут указывать другим обитателям улья расстояние до перспективного источника пищи.

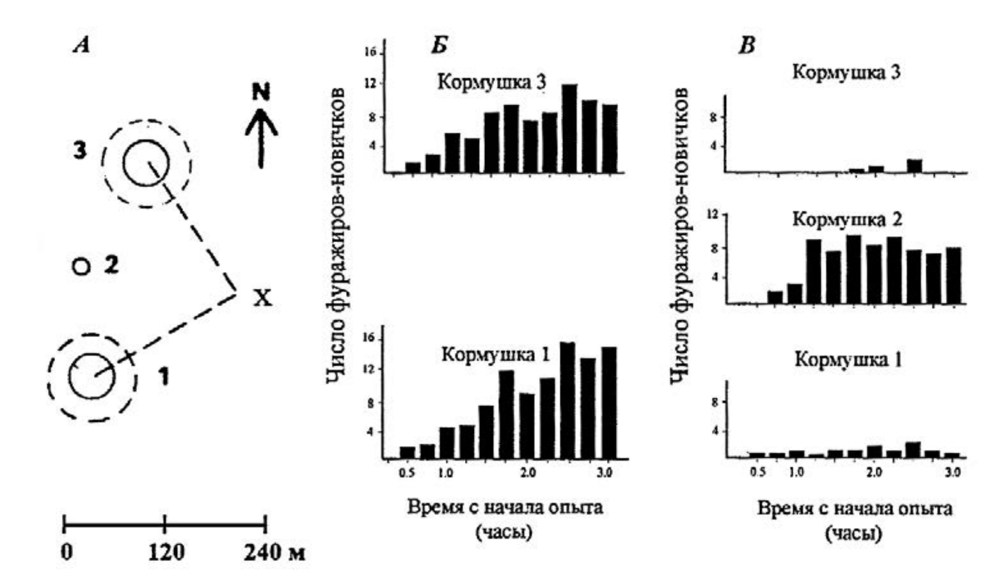


Рис. 1. Эксперимент А. Веннера с соавторами. *А* – крестик обозначает положение улья, цифры – номера кормушек. Окружности оконтуривают теоретически допустимую «зону разброса», куда могут прилететь новички при большей (внутреннее кольцо) или меньшей (наружное кольцо) информативности танца; *Б* – кормушки 1 и 3 содержат пахучую приманку, кормушка 2 – беззапаховую; *В* – только кормушка 2 содержит пахучую приманку. Обратите внимание на лавинообразное нарастание числа новичков на кормушках с пахучей приманкой.

В другом широко известном опыте Веннера с соавторами они модифицировали «веерный эксперимент» Фриша, служивший доводом в в пользу способности опытных фуражиров указывать новичкам направление на источник пищи. Три кормушки были установлены на равных расстояниях от улья (порядка 300 м) и на одинаковом расстоянии в 200 м одна от другой (рис. 1). Меченые фуражиры-вербовщики прикармливались на кормушках №№ 1 и 3 и не имели доступа к кормушке № 2. Новички, как и в опытах Фриша, быстро мобилизовались на посещение первой и третьей кормушек. Затем запаховая пищевая приманка на кормушках №№ 1 и 3 была заменена на беззапаховую, а кормушку № 2, дотоле неизвестную обитателям улья, снабдили запаховой пищей. Результат соответствовал ожиданиям исследователей: основная масса новичков устремилась к кормушке № 2, игнорируя вполне доступную им беззапаховую приманку на двух других кормушках.

Ведущая роль следовых запаховых ориентиров в поисковом поведении новичков подтверждена рядом других экспериментов Веннера и Фризена. В одном из них на протяжении 17 дней запаховая приманка в кормушке периодически заменялась на беззапаховую, после чего запаховая приманка вновь возвращалась в кормушку (рис. 2). Число новичков, посещающих кормушку, составляло 50–130 в дни, когда приманка источала запах, но резко падало (до 15 и менее особей) после замены залаховой приманки на беззапаховую. Что касается числа демонстраций железы Насонова пчелами, посещающими кормушку, то оно было в среднем выше в дни предъявления беззапаховой приманки. Эти результаты не вполне согласуются с мнением Фриша, что демонстрация пчелами железы Насонова вне улья, в местах сбора взятка, служит эффективным источником запаховых сигналов, привлекающих других фуражиров к наиболее богатым источникам пищи.

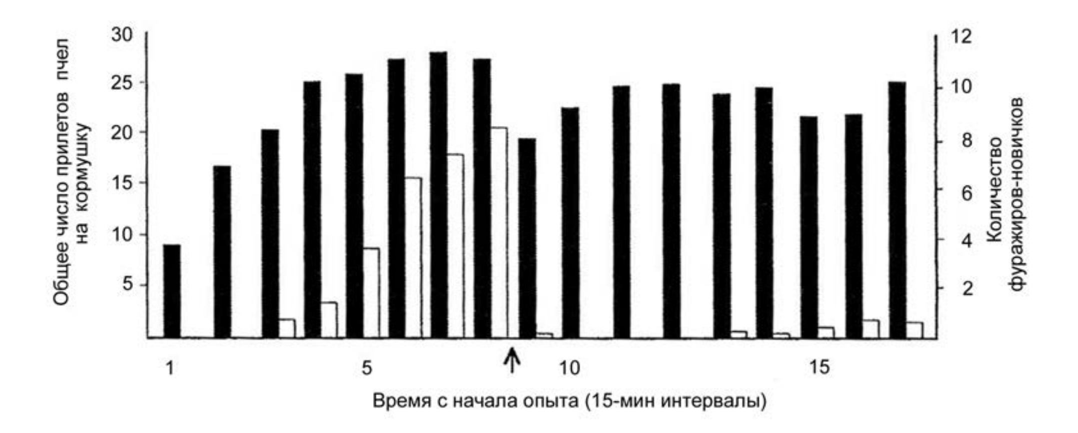


Рис. 2. Когда запаховая приманка заменяется на беззапаховую (стрелка), число новичков на кормушке (белые столбики) резко падает, хотя общее число прилетов пчел на кормушку (черные столбики) сохраняется примерно постоянным.

Запаховая приманка

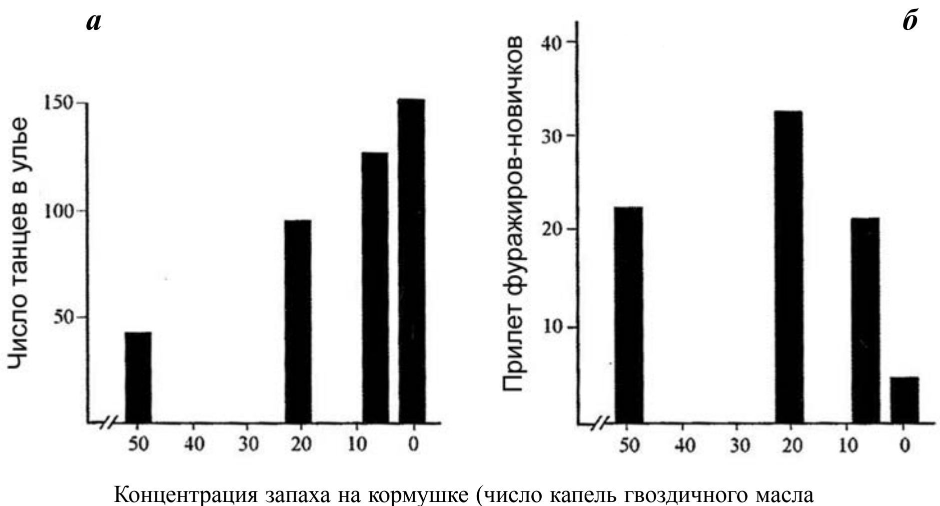
Беззапаховая приманка

Ср. число выпячиваний железы Насонова на кормушку в день

Ср. число рекрутов на кормушку в день

День эксперимента

Рис. 3. Темные столбики – общее число прилетов пчел на кормушку, белые столбики – число новичков на кормушке.



Концентрация запаха на кормушке (число капель гвоздичного масла на 1 л сиропа)

Рис. 4. При уменьшении концентрации запаха приманки на кормушке число танцев в улье возрастает (*а*), а прилет фуражиров новичков к кормушке резко сокращается (*б*).

Резкое уменьшение мобилизации новичков на беззапаховую приманку было продемонстрировано еще в одном изящном эксперименте (рис. 3). Л. Фризен в начале каждого этапа своего эксперимента позволял пчелам посещать в течение двух часов пахучую приманку. Спустя 45 мин. здесь, помимо меченых опытных фуражиров, начинали появляться новички, число которых быстро росло. Затем исследователь менял пахучую приманку на беззапаховую. После этого суммарное число прилетов пчел на кормушку оставалось почти тем же, что и в предшествующие два часа, однако новички теперь появлялись здесь крайне редко. Это значит, что кормушку продолжают посещать знакомые с ней опытные фуражиры. Они, однако, уже не в состоянии мобилизовать новичков с помощью одного лишь танца – в отсутствие сопровождающих его запаховых сигналов.

В ходе экспериментов неожиданно оказалось, что при снижении на кормушке концентрации запаха, параллельно с уменьшением у пчел числа демонстраций железы Насонова, происходит увеличение числа танцев в улье (рис. 4*а*, *б*). При этом, однако, вопреки предсказаниям гипотезы Фриша, число прилетов новичков на кормушку не растет, а резко снижается (рис. 4*б*). Не останавливаясь на многих других важных результатах работы Веннера и его коллег, рассмотрим теперь один из многих опытов Л. Фризена, показавшего важнейшую роль средовых факторов в организации фуражировочного поведения пчел. Важнейшим из этих факторов оказался ветер, влияние которого никогда не принималось во внимание при постановке классических экспериментов Фриша. Между тем, как показал советский исследователь И.Д. Левченко в 1966 г., мобилизация фуражиров на кормушку, расположенную с наветренной стороны от улья, идет в 4–10 раз интенсивнее, чем на такую же кормушку, установленную с подветренной стороны.

Этот вывод был недвусмысленно подтвержден в одном из эффектных экспериментов Л. Фризена. Он установил два улья на расстоянии 350 м друг от друга, а между ними поместил пять кормушек, выстроенных по прямой (рис. 5А). Опыты проводились в то время, когда ветер дул от улья I в сторону улья II. Каждый раз на протяжении трех часов подсчитывали число фуражиров-новичков на каждой кормушке. Оказалось, что новички из улья II, находящегося с надветренной стороны, практически одинаково ча-

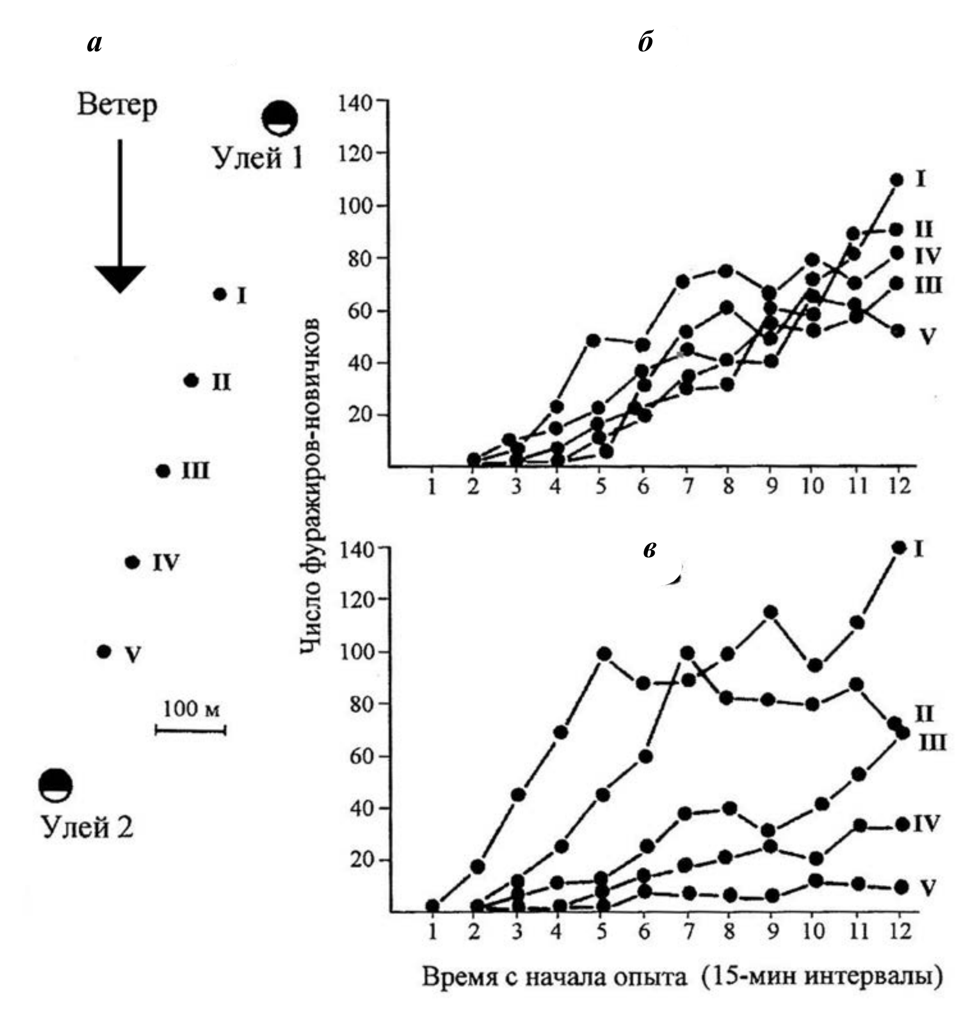


Рис. 5. Влияние направления ветра на поисковое поведение фуражиров-новичков. *а* – общая схема расположения ульев и кормушек относительно направления ветра (стрелка). Число новичков из улья 2 одинаково быстро нарастает на всех кормушках (*б*). Число новичков из улья 1 быстрее всего нарастает на кормушке I и очень медленно – на кормушке V. Объяснения в тексте.

сто посещают все пять кормушек. Не менее важно, что среднее время вылета из улья до прилета на кормушки составляет 8.8 мин. для пчел, летящих из подветренного улья против ветра, и почти втрое больше (24.3 мин.) для пчел, летящих из наветренного улья, и не вынужденных преодолевать встречный ветер. Напрашивается мысль, что пчелы из наветренного улья тратят много времени на поиски корма, а не следуют по каким-то заданным им в улье ориентирам.

Суммируя свои собственные данные и данные других исследователей – как противников, так и сторонников гипотезы Фриша, Веннер приходит к выводу, что все существующие сведения о фуражировочном поведении пчел наилучшим образом увязываются в гипотезе, акцентирующей такие явления, как концентрация запаха вне улья, число фуражиров и скорость ветра. Роль танца, по его мнению, состоит лишь в мобилизации фуражиров-новичков. Что же касается информативной роли танца, как символического

языка, дающего указания о направлении и дальности полета, то она, по меньшей мере, сомнительна. Во всяком случае, все наблюдаемые явления, с точки зрения Веннера, хорошо объясняются и без привлечения идеи «символического языка танцев».

Напомню, что цитированная мною статья Венкера акцентирует популянионный подход к проблеме коммуникации, противопоставляемый классическим концепциям этологии, в которых основной упор делался на парные взаимодействия животных по типу диалога. Популяционная гипотетическая модель коммуникации у пчел выглядит следующим образом (рис. 6).

Наиболее важной особенностью обстановки вокруг улья является неравномерность концентрации запахов, исходящих не только от источников корма, но и от самих пчел-фуражиров и их воздушных трасс. Опытные фуражиры, уже знакомые с расположением мест взятка, летают к ним по прямой. Запаховые следы, оставляемые ими, смещаются по направлению ветра. Фуражиры-новички, влетающие из улья, ловят эти запахи по способу проб и ошибок, перемещаясь «челноком» – сначала смещаясь в подветренную сторону от трассы, а затем возвращаясь ближе к ней против ветра. Именно этим, вероятно, объясняются большие потери времени новичками, которые достигают источника корма много позже, чем опытные фуражиры, летающие на то же, но уже хорошо известное им место взятка. Чем больше опытных фуражиров на трассе, тем выше здесь концентрация запаха пищи, и тем скорее пчела может найти еще не известный ей источник пищи. Иными словами, успех фуражира-новичка зависит прежде всего от плотности популяции пчел-фуражиров.

Итак, основная идея Веннера достаточно ясна и на мой взгляд прекрасно обоснована экспериментально. Именно последнее обстоятельство обеспечило жизнеспособность

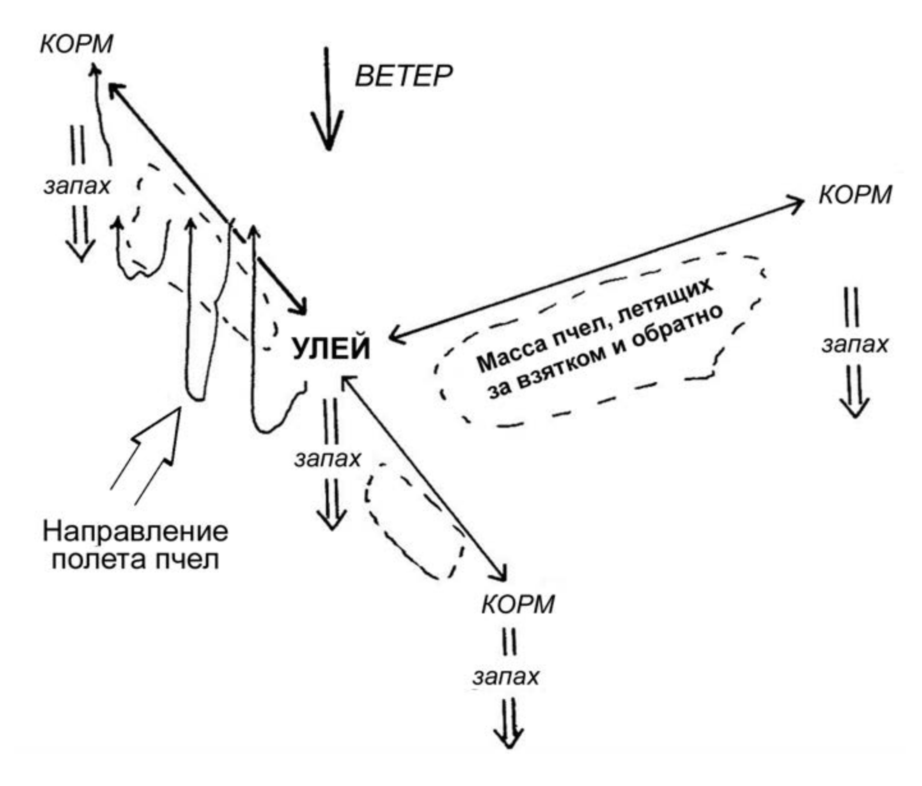


Рис. 6. Жирные стрелки – путь опытных фуражиров, тонкие стрелки – путь рекрутов-новичков.

этой гипотезы, оказавшейся в конфронтации с гипотезой Фриша. Эта ситуация, суть которой в существовании двух разных взглядов на природу передачи информации у пчел, получила в научной литературе название «лингвистически-ольфакторного противоречия».

Конкуренция гипотез и истоки «научных революций»

В мою задачу сейчас не входит разбор вопроса об истинности одной или другой гипотезы. В данный момент меня будет интересовать не столько популяция пчел, сколько популяция исследователей, занятых их изучением. Каково отношение специалистов и околонаучных кругов к гипотезам Фриша и Веннера и каковы причины психологического и гносеологического свойства, лежащие в основе одобрения или неприятия той или иной из двух противостоящих друг другу гипотез.

Остановимся сначала на отношении к гипотезе Фриша. Несомненно, что она до сих пор остается в роли фаворита, хотя экспериментально обоснована по крайней мере не намного лучше, чем гипотеза Веннера. В 1971 г., спустя около 40 лет после первых выступлений Фриша, известная советская исследовательница пчел Н.Г. Лопатина писала, что для подтверждения его гипотезы не существовало четких экспериментальных данных. Это поистине удивительно, если принять во внимание всеобщую убежденность в реальности «языка танцев».

Понятно, что важная причина популярности концепции Фриша состоит в том, что его позиция освящена временем, традицией и авторитетом Нобелевского лауреата. Однако это не единственная причина. Кроме нее, Веннер называет пять других:

1. Стремление человека к необычному, к сенсационным открытиям – каковым в свое время явилось открытие «языка танцев».

2. Использование телеологических объяснений: раз танцы существуют, следовательно, они должны выполнять какую-то функцию, скорее всего – коммуникативную.

3. Сила антропоморфических взглядов на поведение животных: уподобление танцев языку человека.

4. Неявная подмена вопроса объяснением. Постановка вопроса о биологическом значении танцев привела к формулированию «лингвистической» гипотезы Фриша. Гипотеза – это нечто, по самой своей сути требующее проверки. Вместо этого «язык танцев» сразу же стал восприниматься, как свершившийся факт.

5. В работах Фриша и его школы внимание концентрировалось в основном или исключительно на тех фуражирах-новичках, которые добиваются успеха. Если принять этот подход, то система умозаключений выглядит примерно так: «Если пчелы обладают языком, новички будут находить кормушку. Некоторые из них находят кормушку. Следовательно, у пчел есть язык».

Гипотеза Фриша, тем не менее, не принимается единогласно. Помимо тех ее противников, о которых уже говорилось ранее, к их числу относятся некоторые отечественные исследователи и ряд профессиональных пчеловодов.

В оценках специалистами гипотезы Веннера намечаются три разные позиции. Первая из них – полное отрицание с игнорированием каких-либо доводов, приводимых Веннером и его единомышленниками. Примером может служить недавно вышедшая книга Е.К. Еськова «Поведение медоносных пчел» (1981) . Интересно, что отвергая с порога гипотезу Веннера, автор этой книги по существу неполно, а местами неверно излагает ее суть.

Вторая позиция состоит в признании отдельных аспектов гипотезы Веннера, и в отрицании ее в целом в пользу гипотезы Фриша. Пример – статья Дж. Гулда в «Quarterly Review of Biology» (1976).

Третья позиция в оценках деятельности Веннера – всяческое одобрение ее экспериментальной части и попытка примирить гипотезы Веннера и Фриша. Пример – книга Н.Г. Лопатиной «Сигнальная деятельность в семье медоносной пчелы» (1971). Автор этой книги работает в рамках условнорефлекторной концепции И.П. Павлова, в связи с чем понятны симпатии к гипотезе Веннера, смещающей акцент с врожденного компонента сигнализации у пчел на роль средовых факторов. Н.Г. Лопатина считает, что ей удалось показать следующее: только те пчелы, которые уже освоили и узнали окрестности улья, могут передавать другим или принимать от них информацию относительно месторасположения источника корма. И хотя опыты Лопатиной на первый взгляд как будто бы подтверждают гипотезу Фриша, в действительности, как мне кажется, здесь перед нами совершенно особый, третий взгляд на коммуникацию у пчел, равно далекий от взглядов как Фриша, так и Веннера.

Итак, три школы – три точки зрения на коммуникацию у пчел. Фриш – представитель классической этологии. Для него суть коммуникации у пчел – в механизмах парных взаимодействий или взаимодействий с участием небольшого числа особей, пользующихся врожденным сигнальным кодом. Лопатина – проводник учения об условных рефлексах. В ее понимании танец пчел – это условнорефлекторная деятельность, требующая обучения и неэффективная без него. Коммуникация также происходит по диалоговому типу. Для Веннера характерен эколого-популяционный подход. Изучаемые им события протекают в негомогенной среде, асимметричной по своим характеристикам и изменяемой самим присутствием взаимодействующих животных. Здесь коммуникация – сложная, стохастически обусловленная система связей, объединяющих в каждый данный момент множество особей из данной популяции. Плотность популяции – важный параметр, с изменением которого меняется как характер, так и эффективность коммуникации.

Во всей этой ситуации весьма любопытно вот что: гипотезы отнюдь не умозрительны – каждая с точки зрения их приверженцев подтверждается множеством экспериментов, или, как мы обычно говорим, основана на богатом фактическом материале. Однако то, что представляется несомненным фактом стороннику данной гипотезы, не является убедительным фактом для ее противников.

Это та самая ситуация, которая детально разобрана известным методологом и историком науки Томасом Куном в его книге «Структура научных революций» (1975). Когда традиционная система взглядов перестает объяснять всю сумму растущей научной информации, рано или поздно появятся новые, конкурирующие концепции, претендующие на то, чтобы вытеснить традиционную теорию и занять ее место. Здесь нет просто приращения накопления суммы знаний, а скорее непримиримая борьба конкурирующих концепций друг с другом – наподобие борьбы, сопровождающей смену общественных формаций в истории человеческого общества. Точно так же, как невозможен мирный договор сторон в революционной ситуации, невозможно и мирное соглашение между традиционной теорией и другой, пытающейся занять ее место. Ибо, отличаясь на первый взгляд лишь в деталях, они в действительности основаны на принципиально разном видении мира.

Кун считает, и не без основания, что в условиях подобной конфронтации логика и эксперимент бессильны в качестве средств привлечения оппонента на свою сторону. В этом смысле достаточно эффективной может быть лишь «техника» убеждения, как называет ее Кун. Совершенствование техники убеждения неизбежно порождает софистику. Нечто, что мы в обиходе называем фактом, неожиданно перестает быть «упрямой вещью». Становится очевидным, что увиденное и тщательно описанное нами явление допускает множество трактовок, множество интерпретаций. Данные, которые мы собирали для подтверждения «своей» гипотезы, используются против нее нашими про-

тивниками. Борьба знаний превращается в борьбу мнений. Именно это имел в виду Веннер, когда он в 1974 г., будучи абсолютно уверен в своей правоте, решил прекратить работу с пчелами и заняться новой проблематикой.

В своих теоретических построениях Фриш и Веннер несомненно стоят на разных позициях. Для первого наиболее важны врожденные механизмы сигнализации и их реализация в отношениях между индивидами. Индивид и его поведение находятся в центре внимания. Для Веннера более существенны меняющиеся средовые влияния и обмен информации в популяции, взятой в целом. И Фриш и Веннер – каждый детище своего времени. Однако можно задать вопрос, отрицает ли гипотеза Веннера гипотезу Фриша, или же данные второго лишь дополняют результаты первого – как полагает, в частности, Лопатина? Я думаю, что ответ на этот вопрос не может быть дан однозначно.

Эксперименты Веннера по самой своей сути не дают ответа на вопрос, способны ли пчелы передавать и принимать информацию о расположении источников корма. Основываясь на этих экспериментах, можно лишь утверждать, что если пчелы и обладают такой способностью, пользуются они ею сравнительно редко. Более того, при поисках взятка в радиусе до полукилометра от улья пчелы не нуждаются в информации о направлении на источник пищи, уже известный опытным фуражирам. Об этом, как и о важной роли запаховой ориентации, прекрасно знал и сам Фриш. Однако при этом ни он, ни его последователи до недавнего времени не контролировали в своих экспериментах средовые запаховые стимулы. Это обстоятельство, судя по всему, о чем я говорил ранее, должны создавать мощный источник артефактов, что сильно снижает доверие к доводам Фриша и его школы.

Спор между Фришем и Веннером едва ли можно считать оконченным. Приверженцы обоих направлений продолжают свои эксперименты, которые убеждают каждую сторону в ее правоте, но не убеждают оппонентов. Кто окажется прав, покажет время. Лично мне более близка позиция Веннера. Очевидно, для выяснения истины нужны не просто новые эксперименты, а эксперименты принципиально иные, чем те, которые ставились до сих пор[2].

Заключение: танцы пчел в понятиях семиотики

В заключение, несколько слов о том, что нового дала эта борьба для проблемы коммуникации животных и для семиотики в целом. В 1976 г. Дж. Гулд писал, что вопреки мнению Веннера, пчелы действительно обладают символическим языком. Эта точка зрения, уже широко принятая лингвистами, по-видимому, не совсем верна. Истинный знак-символ по определению полностью произволен, отчужден от обозначаемого им объекта, и именно это обуславливает такое важнейшее свойства нашего языка, как его перемещаемость. Перемещаемость – это возможность сообщать полную информации об объектах, сколь угодно удаленных от говорящего и слушающего в пространстве и во времени.

Как мы могли убедиться, этого нет в системе коммуникации пчел. Траектория, скорость и акустическое сопровождение танца заведомо не содержит полной информации о расположении источников корма – независимо от того, прав ли Веннер или Фриш. Если прав Веннер, пчелы ориентируются по запаху, как и многие другие насекомые. Если прав Фриш, танец имеет составную семиотическую природу. Один его компонент – это истинный знак-символ, подобно слову нашего языка, а второй, не менее важный компонент – запаховый стимул, механически переносимый насекомыми с цветка в улей.

---

[2] В настоящее время гипотезу Веннера можно считать доказанной, а построения Фриша – опровергнутыми. См. Веннер, Уеллс, 2011.

С этой точки зрения утверждение, что пчелы обладают символическим языком, и что этому языку присуще свойство перемещаемости, не соответствует общим представлениям семиотики и не является вполне корректным.

Литература

Веннер А., Уэллс П. 2011. Анатомия научного противостояния Есть ли «язык» у пчел. (ред. Е.Н. Панов).М.: Языки славянских культур. 487с

Еськов Е.К. 1981. Поведение медоносных пчел. М.: «Колос». 184 с.

Кун Т. 1975. Структура научных революций. М.: «Прогресс». 288 с.

Левченко И.А. 1966.Основные формы взаимосвязи у пчел-сборщиц (*Apis mellifera L*). Автореф. дисс. Киев.

Лопатина Н.Г. 1971. Сигнальная деятельность в семье медоносной пчелы. Л.^ «Наука». 154 с.

Фриш К. 1980. Из жизни пчел. М.: «Мир». 214 с.

Хайнд Р. 1975/ Поведение животных: синтез этологии и сравнительной психологии. М.: «Мир». 855 с.

Friesen L.J. 1973. The search dynamics of recruited bees, *Apis mellifera ligustica* Spinola. Biol. Bull. 144: 107-131.

Gould J.L. 1976. The dance-language controversy. Quart. Rev. Biol. 51(2): 211-244.

Johnson D.L. 1967. Honey bees: Do they use the direction information contained in their dance maneuver? Science 155: 844-847.

Wells P.II. 1973. Honey bees. Pp. 173-185 in: Invertebrate bearing, vol. 2. Arthropods and Gastropod Molluscs (W.C. Corning, J.A. Dyal, A.O.D. Willows, eds.). Plenum Press.

Wenner A.M. 1974. Information transfer in honey bees; a population approach. Pp. 133-169 in: «Nonverbal Communication» (L. Krames, T. Alloway, P. Pliner eds.), N.Y. – Lnd.

5. Судьбы сравнительной этологии[1]

Сравнительный подход в биологии служит основой реконструкций исторических преобразований органического мира. Нет нужды говорить, что его прошлое навсегда осталось бы для нас тайной, если бы не работала классическая триада: палеонтология – сравнительная анатомия – сравнительная эмбриология.

На рубеже 1930-х и 1940-х гг. было предложено использовать сравнительный подход также в применении к сфере поведения. В конце 30-х гг. прошлого века вышла в свет статья К. Лоренца «Сравнительное изучение поведения» (Lorenz, 1939). Этот год можно считать датой рождения сравнительной этологии как дисциплины, ориентированной по замыслу ее провозвестника на изучение эволюции поведения.

Принципиально новым в пионерском подходе Лоренца было то, что он ограничил материал для сравнительного анализа лишь одной, довольно узкой категорией поведения. Это так называемые *фиксированные схемы действий*, которым приписывали жесткую генетическую детерминацию, называя их также *врожденными моторными координациями*. Они не подвержены изменчивости, зависящей от индивидуального опыта, и могут, таким образом служить устойчивым признаком вида (а также таксонов более высоких рангов).

В этом состоит главное отличие названных поведенческих конструкций от так называемых оппортунистических форм поведения, таких, в частности, как кормодобывание и противодействие хищникам. Адаптивная ценность последних – как раз в максимальной лабильности, в способности экстренно видоизменяться в ответ на любые (в том числе – и самые непредсказуемые) изменения во внешней среде, например в доступности кормовых ресурсов. Аналогичными свойствами обладают все разновидности когнитивного поведения (способность к обучению, элементарная рассудочная деятельность и т.д.). Понятно, что названные категории поведения в силу их высокой вариабельности оказываются гораздо менее пригодными для формализованного сравнительного анализа, чем высоко врожденные моторные координации, автономные от влияний со стороны внешней среды.

В глазах основателей этологии консерватизм фиксированных схем действий позволял в практическом плане использовать их в качестве важнейшего таксономического признака. Что касается выхода в теорию, то здесь появилась возможность строить плодотворные гипотезы о путях эволюционных преобразований интересующих нас форм поведения, Это, в свою очередь, позволило судить о филогенетической преемственности таксонов, которые подлежат сравнительно-этологическому анализу.

Постоянство формы фиксированных схем действий, как полагали, позволяло применить к ним методы сравнительной морфологии. По устойчивости своей структуры такого рода паттерны аналогичны элементам костного скелета, таким, скажем, как череп. Мы знаем, насколько широко используются краниологические признаки в систематике позвоночных и филогенетике (например, строение зубной системы применительно к млекопитающим). Пример межвидовых различий в предсовокупительном поведении, подлежащих подобному структурному анализу, показан на рис. 1.

Помимо этого чисто методического аспекта, формы поведения, о которых идет речь, привлекали первых этологов и в эмоциональном плане. Оказалось, что животное в соответствующих ситуациях может преобразиться совершенно неожиданным образом. Его действия сплошь и рядом напоминает ритуальный танец

Межвидовые различия в интересующих нас формах поведения невозможно, как правило, объяснить с рациональных позиций, в частности, как адаптацию к внешним усло-

[1] Зоол. ж. 2005 84(1): 104-123

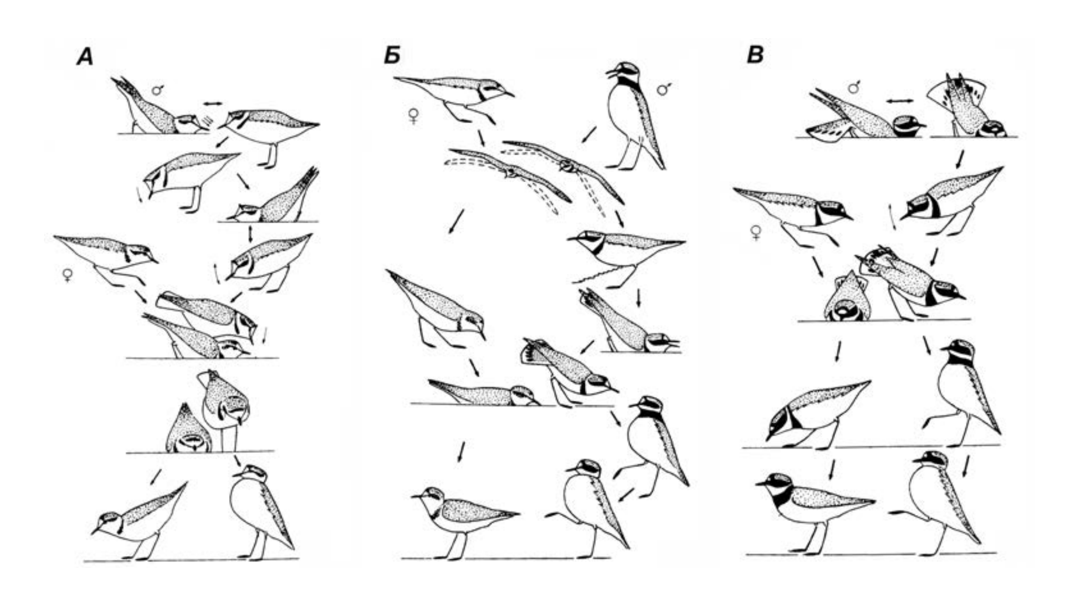


Рис. 1. Предсовокупительное поведение трех видов зуйков. *А* – морской зуек *Charadrius alexandrinus*; *Б* – уссурийский зуек *Ch. placidus*; *В* – малый зуек *Ch. dubius*. Последовательности действий самца – справа, самки – слева.

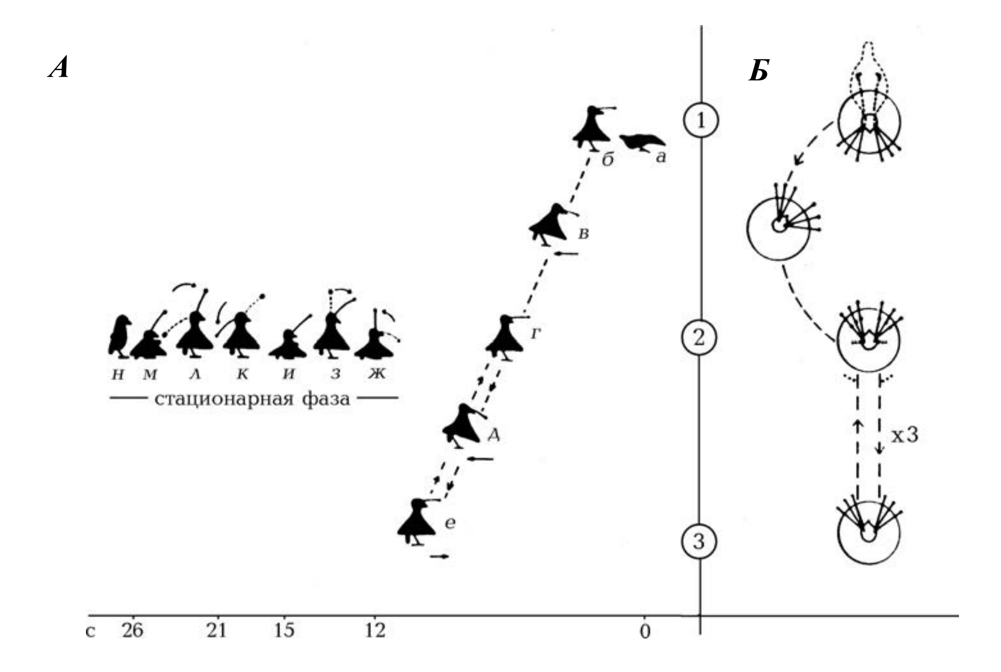


Рис. 2. Брачный танец синезатылочной райской птицы (*Parotia lavesii*): *А* – последовательность поз и движений самца, показанного силуэтом (*а–н*), *Б* – схематическое изображение его демонстративного полета (вид спереди, соответствует последовательности акций *а–е*) (из: Frith, Frith, 1981).

виям. Причиной их своеобразия можно считать спонтанные перестройки в структуре нервной системы (в чем-то подобным мутациям генома). Это «законсервированные» свидетельства прошлых этапов эволюционной истории видов, в какой-то степени способные заменить нам не сохранившиеся, по понятным причинам, палеоэтологические данные.

Экстравагантность подобных действий послужила причиной того, что их назвали демонстрациями. Изучение последних оказалось на редкость увлекательным занятием, ибо наблюдая животное в повседневных ситуациях, никогда нельзя было сказать заранее, какие действия оно предпримет и как будет выглядеть, адресуя свои демонстрации сопернику либо половому партнеру (рис. 2).

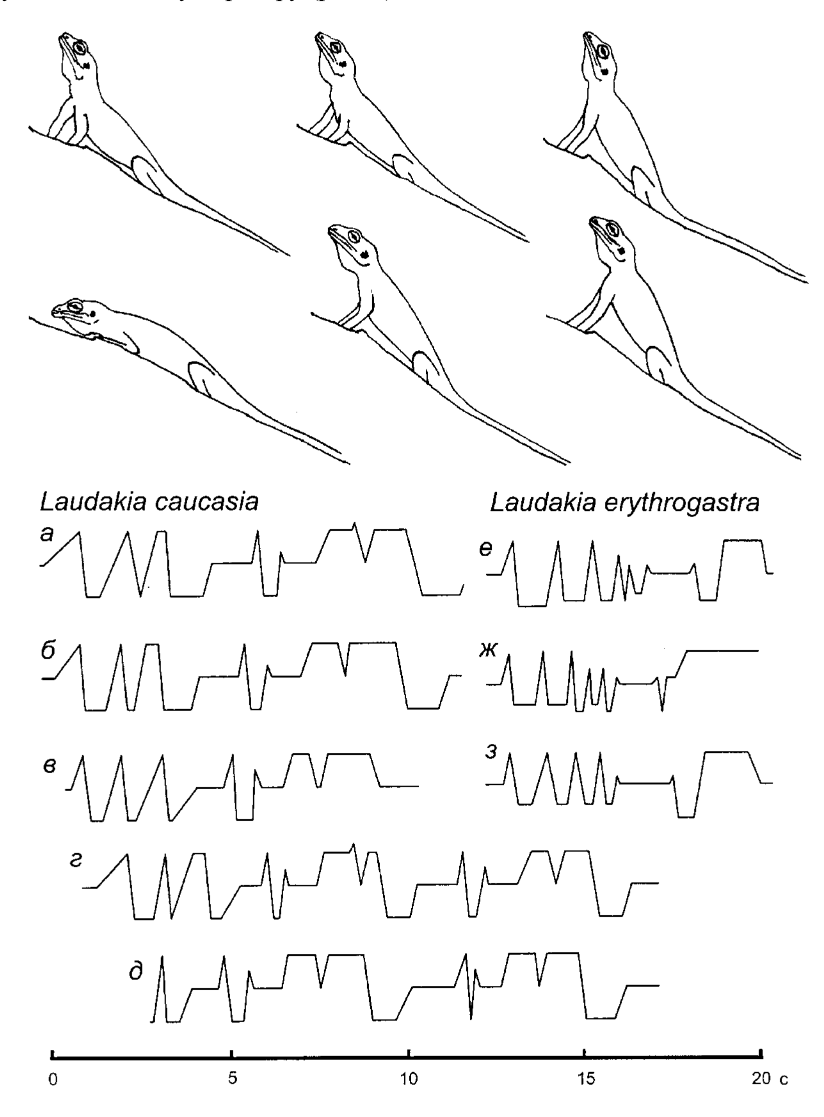


Рис. 3. Демонстрации «кивания» (push-up) у двух близких видов горных агам. Верхние 6 рисунков показывают последовательность движений при этой демонстрации у кавказской агамы (*Laudakia caucasia*): *а–д* – траектории движения головы при данной демонстрации у 4 самцов того же вида; *е–з* – то же, у 3 самцов хорасанской агамы (*L. erythrogastra*) (из: Panov, Zykova, 1997).

Как правило, демонстрация представляет собой полимодальный коммуникативный сигнал, в котором его оптические и акустические компоненты оказываются нерасторжимыми.

Лоренц был орнитологом, и с его легкой руки объектами сравнительной этологии первое время были птицы. Позже было неоднократно показано, что идея жесткой фиксированности демонстративных поз и их последовательностей в такой же мере применима и к прочим представителям животного мира (рис. 3).

Проблема адекватного описания стереотипов поведения в сравнительной этологии

Одной из первых задач сравнительной этологии было выработать адекватный способ фиксации первичных данных. В процессе познания мира люди изобрели как минимум два разных способа описания реальности: словесный и графический. Насколько топографическая карта эффективнее словесного описания местности, настолько же графическое изображение таких демонстраций, как воздушный танец райской птицы, информативнее самого пространного пересказа впечатлений от него.

Не удивительно поэтому, что при отсутствии в середине прошлого века видеокамер этологи выработали свой язык графического описания интересующих нас форм поведения. Это своего рода пиктографический текст. Серия рисунков позволяла отобразить сложные последовательности акций, суммировав результаты многих наблюдений и синтезировав, таким образом, идеализированную картину происходящего. Часто такие рисунки делались с использованием множества фрагментов киносъемки. Это давало возможность подчеркнуть существенное, уйдя от второстепенных деталей, создающих информационный шум.

На рисунке 4 приведено схематическое изображение формирования брачной пары у черноголового хохотуна (*Larus ihthyaethus*). Поскольку эти чайки гнездятся на ров-

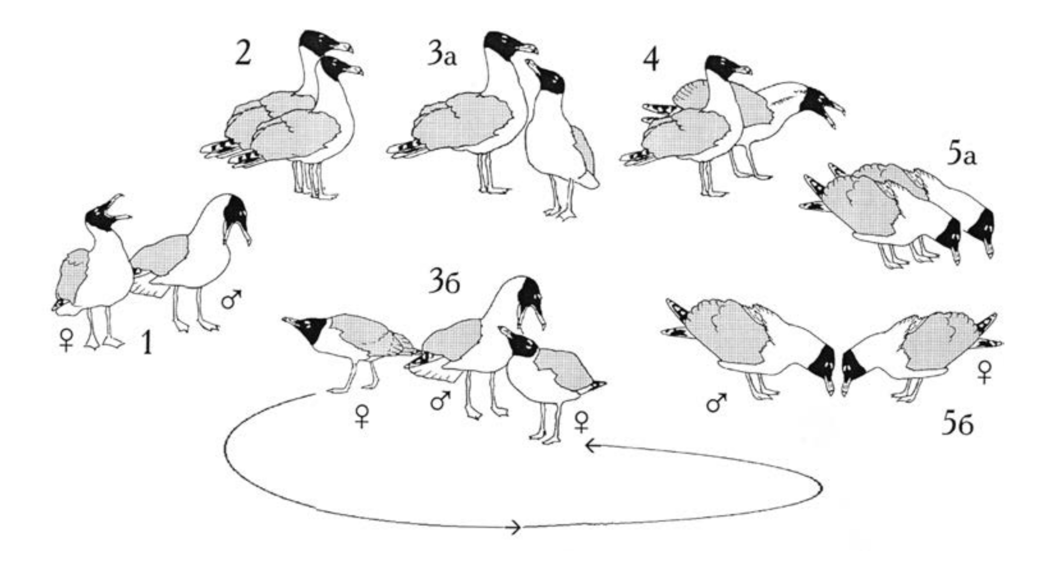


Рис. 4. Схематическое изображение формирования брачной пары у черноголового хохотуна (*Larus ihthyaethus*). Последовательностью цифр обозначена смена акций при контактах самца и самки по ходу процесса. Разными буквами в сочетании с одной и той же цифрой показаны разные варианты данного типа контактов (из: Панов, Зыкова, 2001).

ных и открытых глинистых отмелях, ход событий позволительно отобразить на плоскости, без учета окружающей обстановки. В противоположность этому при изображении процесса формирования пары у каменки-плясуньи (*Oenanthe isabellina*) автору пришлось учитывать такой элемент обстановки, как нора (рис. 5). Именно около нее демонстрирует самец, пытаясь привлечь самку на свою территорию

Сложнее обстоит дело при попытке вписать поведенческий текст в трехмерное пространство, если структура последнего определяет характер взаимодействия и тем самым служит во многом его организующим началом, как это имеет место при формировании пары у черной каменки (*Oenanthe picata*) (рис.6). Можно видеть, насколько различны сигнальные средства и способы их реализации у двух видов, традиционно относимых к одному и тому же роду. Существование подобных различий может указывать на спорность объединения видов в пределах таксона родового ранга (см. Панов, 1999).

До сих пор речь шла лишь о способах фиксации первичных данных, которые должны быть затем подвергнуты процедуре свертывания информации. Задача состоит в том, чтобы получить компактное описание, достаточно детализированное для того, чтобы сравнивать его с подобными же описаниями, полученными для других видов. В этом и

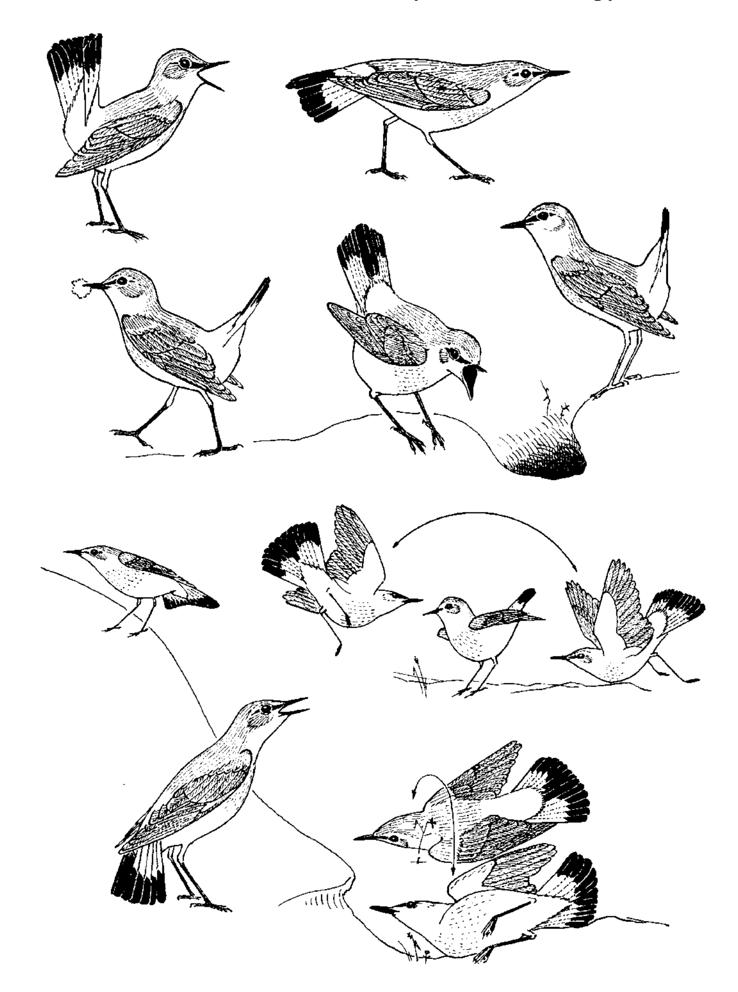


Рис. 5. Процесс формирования пары у каменки-плясуньи (*Oenanthe isabellina*) (из: Panov, 1997).

состоит суть сравнительно-этологического анализа, связанного, как выясняется, с колоссальным количеством методических трудностей.

Здесь следует напомнить, что представляет собой процедура *научного описания* с точки зрения методолога. Вот что пишет по этому поводу видный отечественный фило-

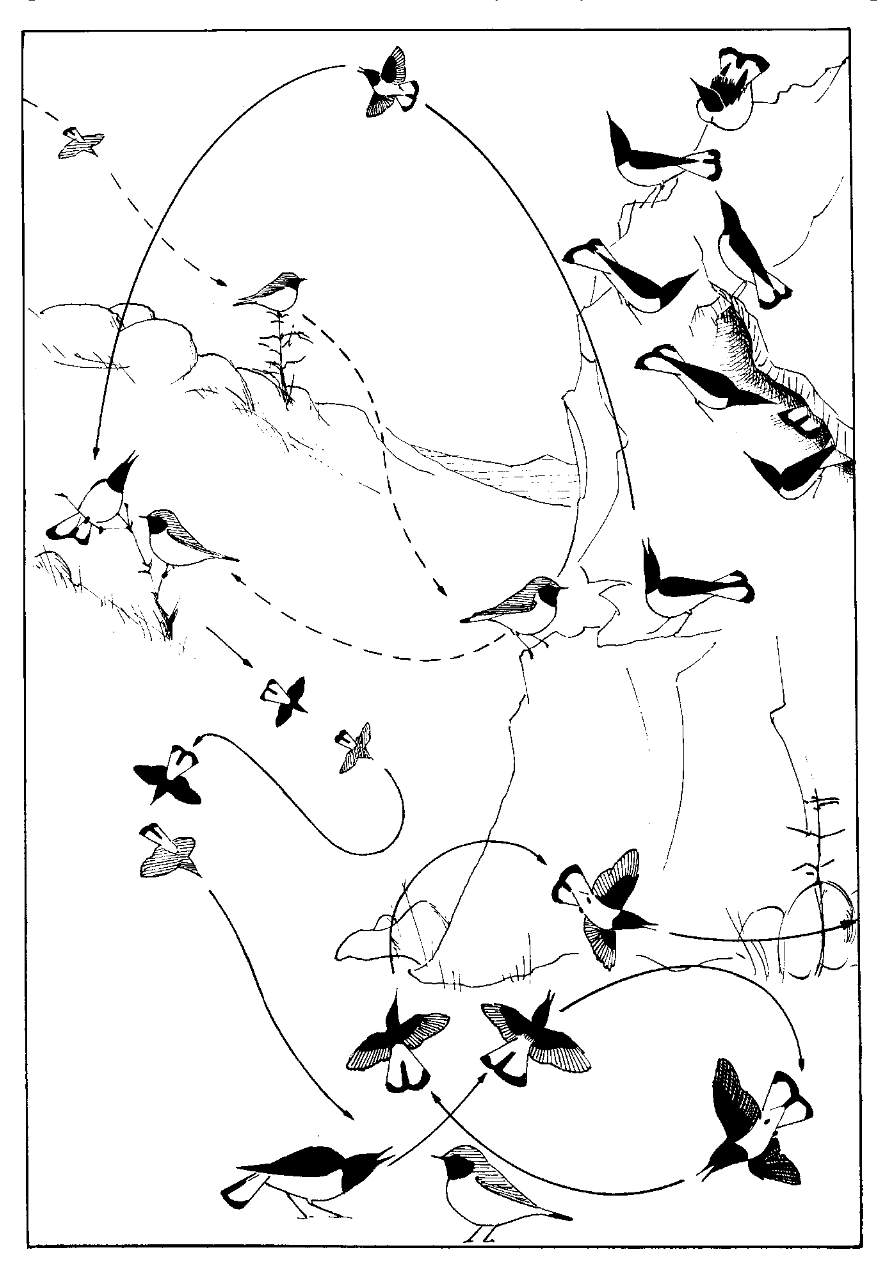


Рис. 6. Процесс формировании пары у черной каменки (*Oenanthe picata*). Самка (серое оперение верха тела) появляется на территории самца из левого верхнего угла. Самец (контрастно окрашенный) сначала демонстрирует у скальной ниши (верхний правый угол), затем сближается с самкой (в центре) и после преследования ее в воздухе совершает в воздухе брачный танец вокруг нее (справа внизу) (из: Panov, 1997).

соф Никитин (1970). «Описание есть переходный этап между опытом и теоретическими процедурами, в частности, объяснением. Задача описания состоит в том, чтобы отобразить данные опыта (в нашем случае – наблюдений, *Е.П.*) в систему знаков. Эта процедура – элементарная на первый взгляд – в гносеологическом отношении весьма сложна. Описание необходимо предполагает такие познавательные действия, как мысленное расчленение (то есть *анализ*) данных опыта; отбор параметров, интересующих исследователя, и отвлечение их от других (*абстрагирование*); сопоставление отдельных элементов с соответствующими понятиями науки (*отождествление*, которое психологически выражается в *узнавании*); обозначение элементов опыта определенными терминами (*знаками*) и фиксация этих элементов с помощью знаков (*запись*)».

Всякая детализированная этограмма весьма громоздка и трудна для непосредственного восприятия, а тем более для сопоставления с другими видовыми этограммами. В первые два-три десятилетия существования сравнительной этологии этот аспект в значительной степени игнорировали. Первые публикации с попытками формализации этограмм в целях свертывания информации появились лишь на рубеже 70-х и 80-х гг прошлого века, спустя 35 лет после пионерских работ Лоренца. Эти ростки нового подхода были отражены в пяти работах, увидевших свет почти одновременно (Golani, 1976; Панов, 1978; Schleidt, Crawley, 1980; Schleidt et al., 1984; Van Rhijn, 1981).

Простейший вариант новой методологии был предложен Шлейдтом и Кроули (Schleidt, Crawley, 1980). Они модифицировали этограмму брачного поведения кряквы (*Anas platyrhynchos*), сконструированную еще Лоренцом, отобразив ее в виде некоего двухмерного графика. Для его построения автором были взяты всего лишь 2 параметра поведения с несколькими состояниями каждый (рис. 7).

В работе Панова (1978) была предпринята попытка отобразить все континуальное разнообразие поз по тому же принципу. Здесь взяты уже не 2, а 13 признаков с количеством состояний, варьирующих от 2 до 6. Изображение следовало бы дать в 13-мерном пространстве. Но поскольку это невозможно, континуум поз показан в упрощенном виде на плоскости (рис. 8). Экспрессивность демонстраций возрастает слева направо,

Рис. 7. Схематизированное представление в двумерном пространстве акций самца кряквы (*Anas platyrhynchos*) при ухаживании за самкой (из: Schleidt, Crawley, 1980).

сверху вниз и по диагонали от верхнего левого угла к нижнему правому. Возрастание экспрессивности отражено в нумерации поз. Обозначение их номерами позволяет уйти от функциональной их интерпретации, которая обычно затемняет суть дела, поскольку одна и та же поза может использоваться в самых разных контекстах и типах взаимодействий. В этом смысле сигнальный код у птиц оказывается *вырожденным*, если пользоваться языком информатики.

Количество признаков, или мерностей, выбирается произвольно, в зависимости, скажем, от степени разнообразия поведения вида. В работе Шлейдта с соавторами (Schleidt et al., 1984) использованы 16 признаков с числом состояний от 1 до 4. Ван Рийн (Van Rhijn, 1981) взял 4 признака, и от 3 до 5 состояний для каждого из них.

Этот способ описания, который может быть назван комбинаторно- иерархическим, упомянут среди многих прочих в обзорной статье Миллера, увидевшей свет лишь в конце 80-х годов (Miller, 1988). Но, к великому сожалению, вся эта методология уже не находила своего потребителя, поскольку к этому времени орнитологи практически пе-

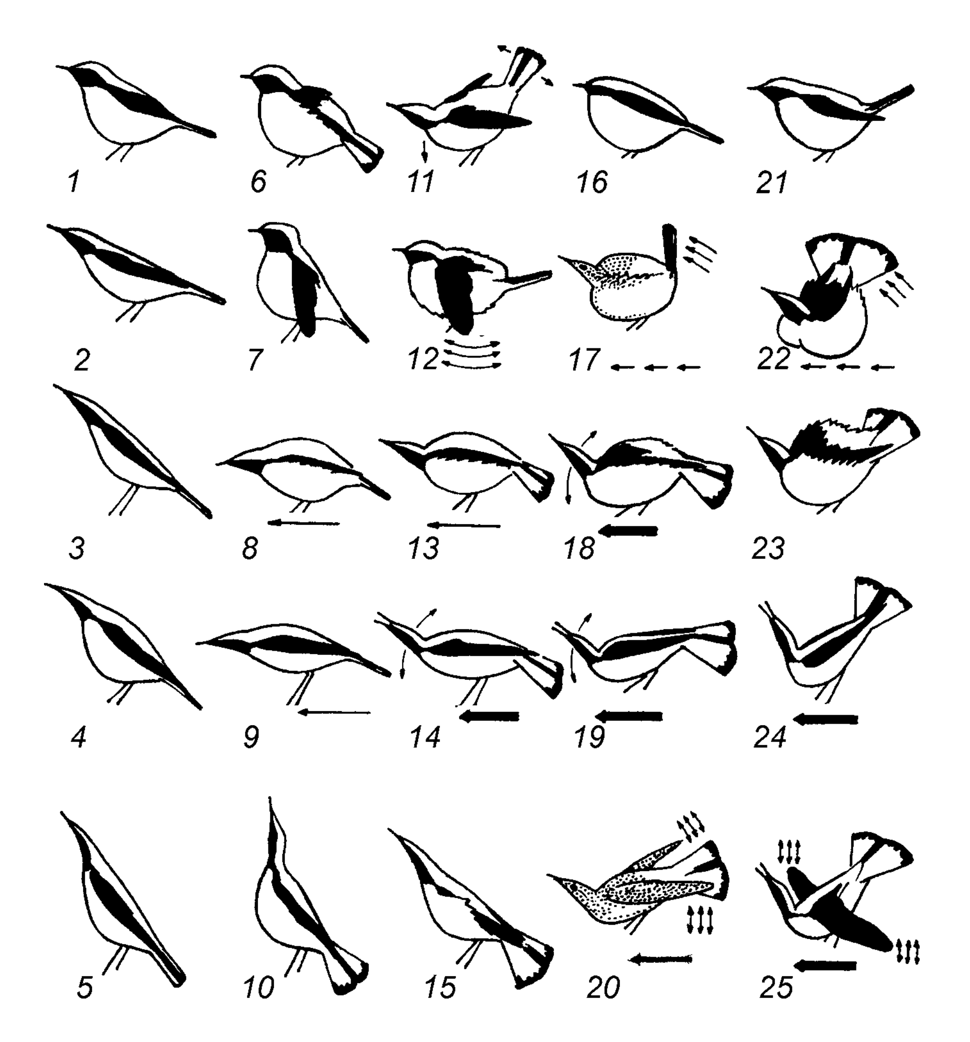


Рис. 8. Континуум поз черношейной каменки (*Oe. finschii*), упрощенно отображенный в двумерном пространстве (из: Панов, 1999).

Таблица 1. Доля (%) публикаций, посвященных разным аспектам поведения животных, в середине и конце XX в. (по: Index to Behaviour 1-132: Behaviour, 1996. Suppl. to Vol. 133)

Тематика исследований	Годы		
	1948–1959	1985–1995	
Описание видоспецифического поведения	14.4	20.9	
Исследования сравнительного плана	19.2	5.6	
Социальное поведение	6.8	20.9	30.3
Социобиология	–	9.4	
Биоакустика	3.4	18.8	
Прочие	56.2	24.3	
Общее количество публикаций	146(100%)	573(100%)	

рестали заниматься сравнительным анализом поведения. Об утрате интереса зоологов к этой теме свидетельствуют цифры, приведенные в табл. 1

Кризис сравнительной этологии и его причины

Попробуем теперь разобраться в том, почему сравнительная этология утратила свои позиции всего за 40 лет своего существования и к концу прошлого века практически сошла со сцены. О том, что это действительно так, говорит, в частности, следующее обстоятельство. В 1996 г. журнал «Behaviour» выпустил указатель всех статей, опубликованных в нем в период с 1948 по 1995 гг. (Index…). Как это ни прискорбно, но в предметном указателе к этому библиографическому справочнику вообще отсутствует понятие *сравнительный подход.*

Было бы интересно узнать, в чем причина столь быстрого угасания интересующей нас дисциплины. Этот вопрос подробно обсуждается в работе, оубликованной мною ранее (Panov, 1997). Здесь я остановлюсь на нем лишь кратко и конспективно. Из множества причин, которые привели к нынешнему положению вещей, я приведу лишь четыре, которые представляются мне наиболее существенными.

Причина 1. Утрата интереса к деятельности, которая не сулит впереди ничего нового. Дело в том, что первоначальный вариант сравнительно-этологической программы уже к концу 1950-х гг. выродился в некий набор трюизмов. Концепция была построена таким образом, что результат деятельности не предвещал ничего, кроме очередной иллюстрации всем хорошо известных положений.

Известный философ и историк науки Карл Поппер писал о такой ситуации следующее: «Мы хотим большего, чем просто истины. Мы ищем интересную истину, которую нелегко получить (с. 347) …негативисты (такие как я) несомненно предпочтут попытку решить интересную проблему с помощью смелого предположения, даже если вскоре обнаружится его ложность, перечислению истинных, но неинтересных утверждений» (с. 348).

Причина 2. Начиная с середины 1960-х гг. сам теоретический фундамент классической этологии (детищем которой является сравнительная этология) становится все более шатким. В частности, в работе Слейтера (Slater, 1974) была поставлена под сомнение справедливость всей системы взглядов классической этологии.

Теория инстинкта К. Лоренца, развитая в трудах Тинбергена и других представителей старшего поколения этологов, постепенно уходит в область истории науки, уступая место иным представлениям о сущности процессов коммуникации у животных. В этой связи вполне понятна точка зрения, что этология вообще не имеет будущего. Эта идея высказана в конце 80-х гг. в статье Томпсона (Thompson, 1987). Этому автору можно возразить словами все того же Поппера, который обсуждал в свое время следующий вопрос: может ли в принципе закончиться развитие науки в силу того, что она выполнит все поставленные перед ней задачи? Поппер (1983) пишет: «Едва ли можно поверить в это, ибо наше незнание бесконечно». И далее: «Реальной опасностью для прогресса науки являются такие вещи как отсутствие воображения (иными словами – реального интереса), неоправданная вера в формализацию и точность, или авторитаризм в той или иной из его многочисленных форм» (с. 326–327).

На мой взгляд, в истории сравнительной этологии формой такого авторитаризма послужил научный авторитет Нобелевских лауреатов (Лоренца и Тинбергена). Хотя их концепции уже давно стали объектом острой критики, эти идеи продолжают в огромных количествах тиражироваться в учебной литературе по поведению животных. И это можно рассматривать в качестве *третьей причины* упадка сравнительной этологии.

Причина 4 кризиса этой науки состоит в следующем. Сравнительная этология была построена но образу и подобию сравнительной морфологии, где продуктивные сопоставления возможны в силу того, что *a priori* известен общий принцип строения систем, подлежащих структурным и эволюционным сопоставлениям. Важнейшая категория *гомологии* имеет здесь дело с общностью структур, а не функций. Крыло летучей мыши и плавник дельфина характеризуются единым планом расположения структурных элементов (костей) друг относительно друга.

В сравнительной этологии, напротив, вся система взглядов предполагала приоритет функционального подхода. Логика здесь такова: задача дисциплины – расшифровка эволюционного происхождения коммуникативных сигналов, именно демонстраций. Будучи средствами коммуникации, они по определению должны быть структурами, несущими *значение*, то есть категориями функциональными. Отсюда – необходимость систематизации поведенческих признаков по их функциональной роли. А это ведет, по сути дела, к отказу от наиболее рациональной структурной классификации (на которой, в частности, основана вся таксономия).

Уход от общепринятых в науке принципов и методов структурной классификации неизбежно должен был привести сравнительную этологию сначала к созданию множества искусственных, субъективных и несопоставимых друг с другом классификаций, а затем – к полному терминологическому хаосу. Этому во многом способствовала неопределенность важнейшего в сравнительной этологии понятия «демонстрация».

Как проницательно заметил Партон (Purton, 1978), этолог, говоря о демонстрации, имеет в виду некий фрагмент поведения, который по форме представляет собой, скажем, кивание головой, будучи в то же время сигналом агрессии и внешним проявлением той или иной мотивации (в данном случае агрессивной). Иными словами здесь неявным образом (что следует особо подчеркнуть) свалены в одну кучу категории *структурного*, *функционального* и *причинного объяснений*.

Ярким примером путаницы, к которой приводит подобное смешение категорий, может послужить сопоставление словесных этограмм, построенных двумя разными авторами для одного и того же вида – пингвина Адели, *Pygoscelis adeliae* (Ainley, 1975; Spurr, 1975). Это сопоставление приведено в табл. 2.

Если приглядеться к приведенным описаниям, первое что бросается в глаза – это их полное несоответствие друг другу. Только 7 пунктов оказываются общими для обо-

Таблица 2. Описание сигнального поведения пингвина Адели (*Pygoscelis adeliae*) двумя разными исследователями

Spurr, 1975	Ainley, 1975
ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ АКТЫ	СИГНАЛИЗАЦИЯ КРЫЛЬЯМИ, ГОЛОВОЙ,
Отдых	ГЛАЗАМИ И СОСТОЯНИЕМ ОПЕРЕНИЯ
Комфортное поведение	Взъерошивание оперения головы
Чистка оперения	Поднимание хохла
Потягивание	Прижимание оперения
Зевание	Медленные хлопки крыльями
Почесывание	Мотание головой
Отряхивание	ВОКАЛЬНЫЕ СИГНАЛЫ
Ходьба	Вокализация при ходьбе
Ходьба	То же, зачаточная
Расслабленная ходьба	Возбужденная вокализация
Постройка гнезда	Рычание
Поиски камней	Вокализация при атаке
Поднимание камня	***Клюв к сгибу крыла***[4] и
Перенесение камня	прерывистое рычание
Копание ямки[1]	“Gak”- вокализация
Перекладывание камней[2]	“Aark” – вокализация
Копуляция	БЕЗМОЛВНЫЕ СИГНАЛЫ
Садка	Прямой взгляд
Коитус	***Боковой взгляд***[5]
Движения крыльями	***Взгляд с поворотами головы***[6]
Насиживание	Сгорбливание
Уход пригнувшись	Угроза раскрытым клювом
Атака[3]	***Атака***[3]
Простая атака	***Поклоны***[7]
Интенсивная атака	Наклонная поза
Погоня	ГНЕЗДОСТРОЕНИЕ И СИГНАЛЫ,
ДЕМОНСТРАЦИИ	СВЯЗАННЫЕ С НИМ
Угрожающие	***Копание ямки***[1]
Прицеливание раскрытым клювом	***Перекладывание камней***[2]
Нападение	
Клюв к сгибу крыла[4]	
Боковой взгляд[5]	
Взгляд с поворотами головы[6]	
Половые	
Поза экстаза	
Поклоны[7]	
Шумные	
Безмолвные взаимные	

Примечание. Категории, общие для обоих описаний, выделены полужирным курсивом и обозначены одинаковыми индексами.

их. Кроме того, они не удовлетворяют элементарным принципам построения классификаций. А правила эти таковы. Во-первых, необходимо четко оговаривать выбор критериев, на основе которого предполагается членить некий фрагмент реальности на *классы событий*. Если этого не сделано, то классификацию уже нельзя рассматривать как принадлежащую коллективному знанию. На втором этапе построения классификации из заданного набора критериев путем их комбинирования следует построить *конечное число диагнозов*. Их полный набор описывает универсальное пространство возможно-

стей. Далее отбираем те из комбинаций, которым соответствуют реально существующие классы (те, что уже известны нам). Пустые клетки, отвечающие мыслимым (не обнаруженным) классам событий, приходится оставить без внимания. Для простоты оперирования с классификацией группируем значимые комбинации в более крупные классы и получаем комбинаторно-иерархическую классификацию. Вся описанная процедура, если она выполнена грамотно, позволяет избежать *перекрывания классов*, которое представляет собой один из наиболее опасных дефектов классификации.

Что касается интересующих нас этограмм пингвина Адели, то здесь все классы самого высокого уровня выделены на разных основаниях, с использованием разных критериев. Это ведет к широкому перекрыванию категорий, так что одни из них оказываются попросту составной частью других. Другой неустранимый дефект обоих описаний-классификаций – это несопоставимость категорий, относимых к одному иерархическому уровню, по степени их структурной сложности. Например, к категории «элементарных актов» в работе Спарра (Spurr, 1975) отнесены оглядывание (действительно элементарный акт), гнездостроение (сложнейший ансамбль поведения) и копуляция (многоступенчатое взаимодействие двух особей).

Этот пример показывает, насколько логический произвол в описании поведения вредит тем задачам, которые ставит перед собой наука сравнительного характера. Хотя требование абсолютной стандартизации описаний практически невыполнимо, нет сомнений в том, что процедура продуктивного описания должна удовлетворять единым логическим законам категоризации и классификации явлений.

Роль сравнительной этологии в эволюционных исследованиях

Можно задать вопрос, а нужна ли вообще сравнительная этология нашим знаниям о мире животных и о ходе органической эволюции? Может быть, изучение сигнального поведения служит не более чем удовлетворению любопытства немногих чудаковатых натуралистов? Думаю, что нет.

Прежде всего, коль скоро явление существует в реальности, мы просто обязаны отразить его в описаниях наравне с другими сторонами биологии животных. Кроме того, поразительное разнообразие форм сигнального поведения заслуживает своего объяснения – наряду с такими явлениями, как многообразие форм и красок, которое во многом остается загадочным.

Далее, сравнительная этология имеет бесспорную практическую пользу в таксономии, важность которой едва ли кто-нибудь решится отрицать, ибо таксономия создает основу филогенетики.

Ниже будут приведены лишь три примера исследований последних лет, подтверждающих полезность сравнительной этологии для филогенетических реконструкций.

В попытке использовать этологические данные для реконструкции филогенетических связей в семействе Macropodidae (отряд Сумчатые) Ганслоссер (Ganslosser, 1992) исходил из представлений о так называемой ритуализации. Согласно этой концепции, впервые выдвинутой Тинбергеном (Tinbergen, 1952), коммуникативные сигналы животных возникают в процессе эволюции из повседневных форм поведения. По аналогии с ритуалами в человеческом обществе была предложена идея, что в ходе процесса ритуализации материальное воздействие на партнера по коммуникации постепенно уступает место имитации такого воздействия, которая приобретает характер знака. Например, вместо удара – символическое замахивание.

На рис. 9 показаны три таких гипотетических ряда у кенгуру. Например, у одного вида самец во время полового взаимодействия кусает самку в шею; у другого – потира-

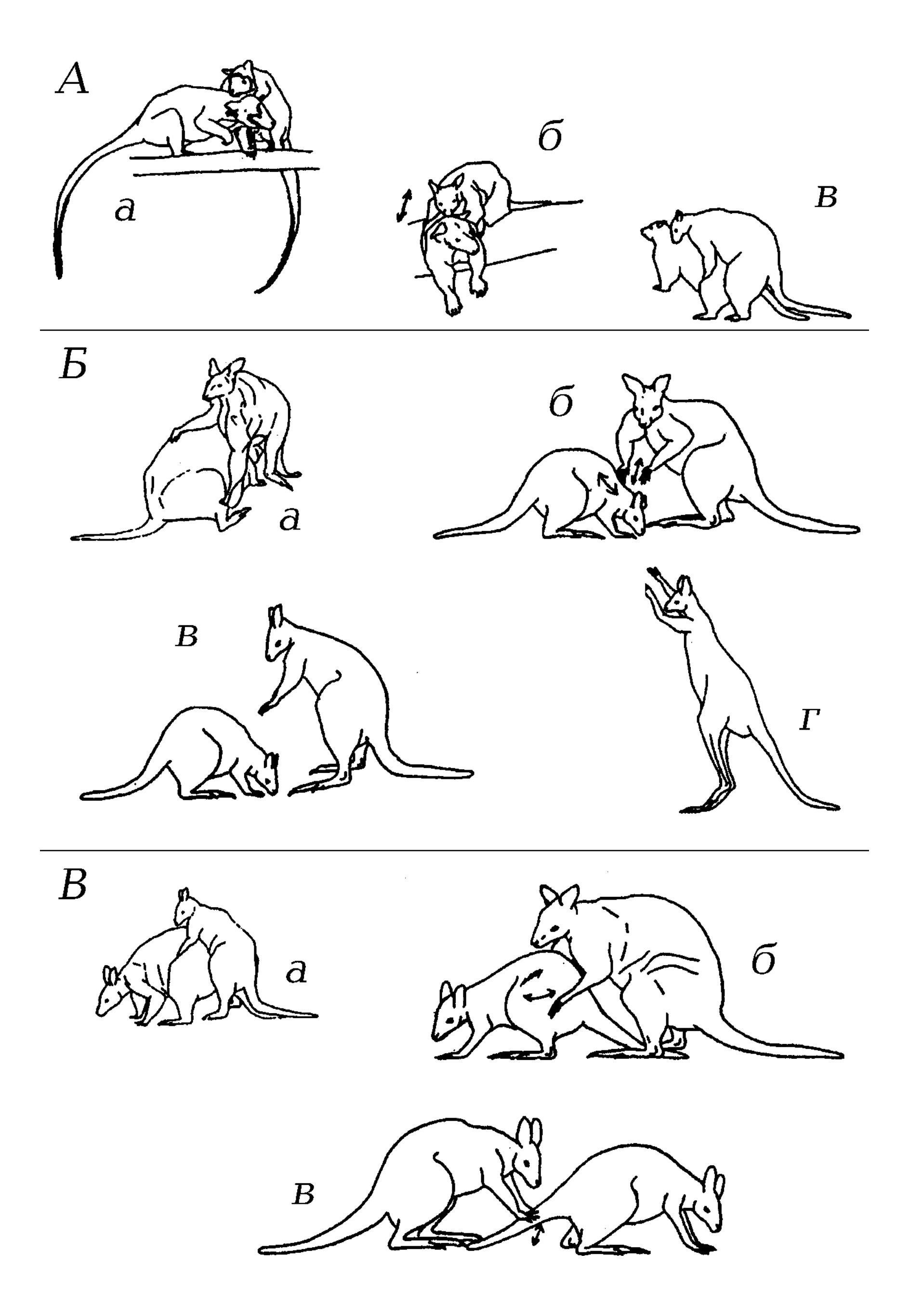


Рис. 9. Три «морфологических» ряда ритуализации повседневных форм поведения у кенгуру родов *Dendrolagus*, *Petrogale*, *Thylogale*, *Setonix*, *Macropus* и др.: *А* – кусание партнера в шею (а), потирание щекой о шею партнера (*б*), прикосновение щекой к шее партнера (*в*); *Б* – самец придавливает самку грудью (*а*), самец похлопывает самку передними лапами (*б*), самец наклоняется над самкой (*в*), самец в вертикальной стойке перед самкой (*г*); *В* – захват партнера сзади (*а*), похлопывание партнера по крупу (*б*), схватывание партнера за хвост (*в*) (из: Ganslosser, 1992).

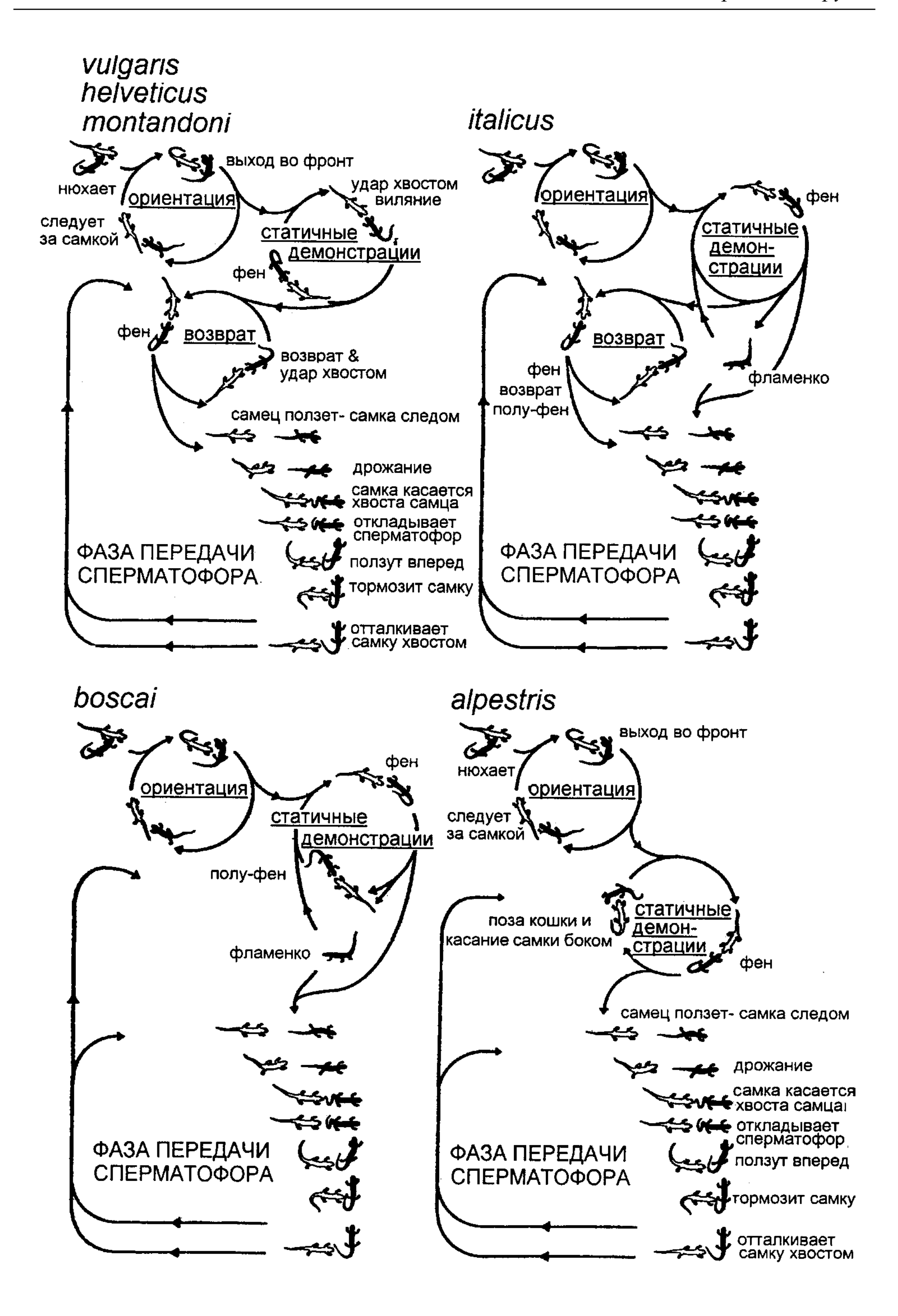


Рис. 10. Этограммы брачного поведения 6 видов тритонов рода *Triturus*. Черным показаны самцы, белым – самки (из: Arntzen, Sparreboom, 1989).

ется щекой об ее шею; у третьего вида самец в тех же ситуациях просто касается щекой шеи самки. Аналогичным образом интерпретируются два других морфологических ряда, изображенные на том же рисунке. С использованием такого рода данных удалось модифицировать кладограмму семейства, построенную ранее на данных сравнительного молекулярного анализа белков.

Аналогичное исследование, в котором были параллельно использованы молекулярные и этологические данные, было проведено на 9 видах тритонов рода *Triturus* (Arntzen, Sparreboom, 1989). Рис. 10, взятый из этой работы, демонстрирует удивительное единообразие этограмм. В предельном случае схемы поведения практически одинаковы у трех видов (*T. vulgaris*, *T. helveticus*, *T. montandoni*). У двух других видов (*T. cristatus*, *T. marmoratus*) они различаются отсутствием лишь одного акта у *T. cristatus*.

Результаты проведенных сопоставлений обобщены в табл. 3. В качестве внешней группы были взяты виды тритонов, относящиеся к 3 другим родам. Можно видеть, что из 16 признаков только 5 унаследованы представителями всех четырех родов от некоего общего предка, причем 4 из этих пяти признаков относятся к заключительной фазе передачи сперматофора от самца к самке. По терминологии кладизма эти 5 признаков относятся к категории плезиоморфных признаков. Прочие 11 признаков представляют собой эволюционные новации – то есть апоморфии.

На основе полученных данных была построена кладограмма, во многом похожая на ту, что основывается на молекулярных исследованиях (сравни позиции *а* и *б* на рис. 11). При использовании обоих рядов первичных данных (поведенческих и молекулярных) для построения обобщенной кладограммы, мы получаем конструкцию, изображенную на рис. 12 (*а* и *б*). Важный момент состоит в том, что изменения поведенческих репертуаров видов могут касаться как появления новых признаков, так и исчезновения существовавших ранее. Так, плезиоморфные признаки 10 и 16 исчезают на разных стадиях дивергентной эволюции верхней клады, а признак 11 утрачивается в ветви, ведущей к виду *T. boscai* (рис. 12 *а*). Важно также подчеркнуть, что согласно предлагаемой реконструкции, признак 3 появляется независимо на ранних этапах дивергенции кластеров *cristatus-marmoratus-vittatus* и *helveticus-vulgaris-montadoni.*

В приведенных кладограммах авторы цитируемого исследования проводят различие между гомологией и гомоплазией. Говоря о гомологии, мы имеем в виду единство происхождения того или иного фрагмента поведения. Термин гомоплазия означает единство формы при том условии, что единство происхождения проблематично.

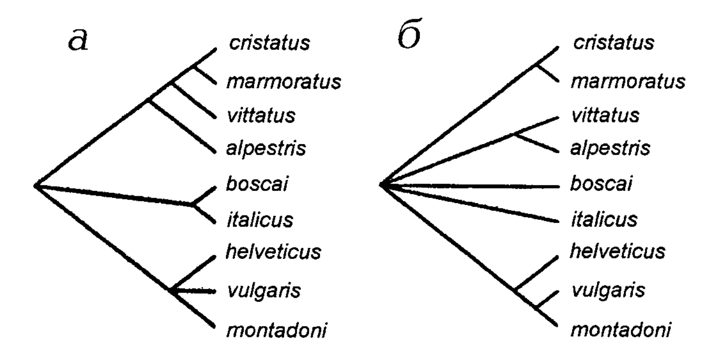


Рис. 11. Гипотетические схемы филогенетических отношений 9 видов тритонов (род *Triturus*), построенные на сравнительно-этологических данных (*а*) и на основе анализа электрофореза белков (*б*) (из: Arntzen, Sparreboom, 1989).

Поскольку категория гомоплазии указывает на отсутствие определенности в наших суждениях, при филогенетических реконструкциях возможны альтернативы. Такое положение вещей отражено в двух других кладограммах, построенных для пяти видов рода *Triturus* (рис. 12, *в* и *г*). В зависимости от того, какой именно признак может ока-

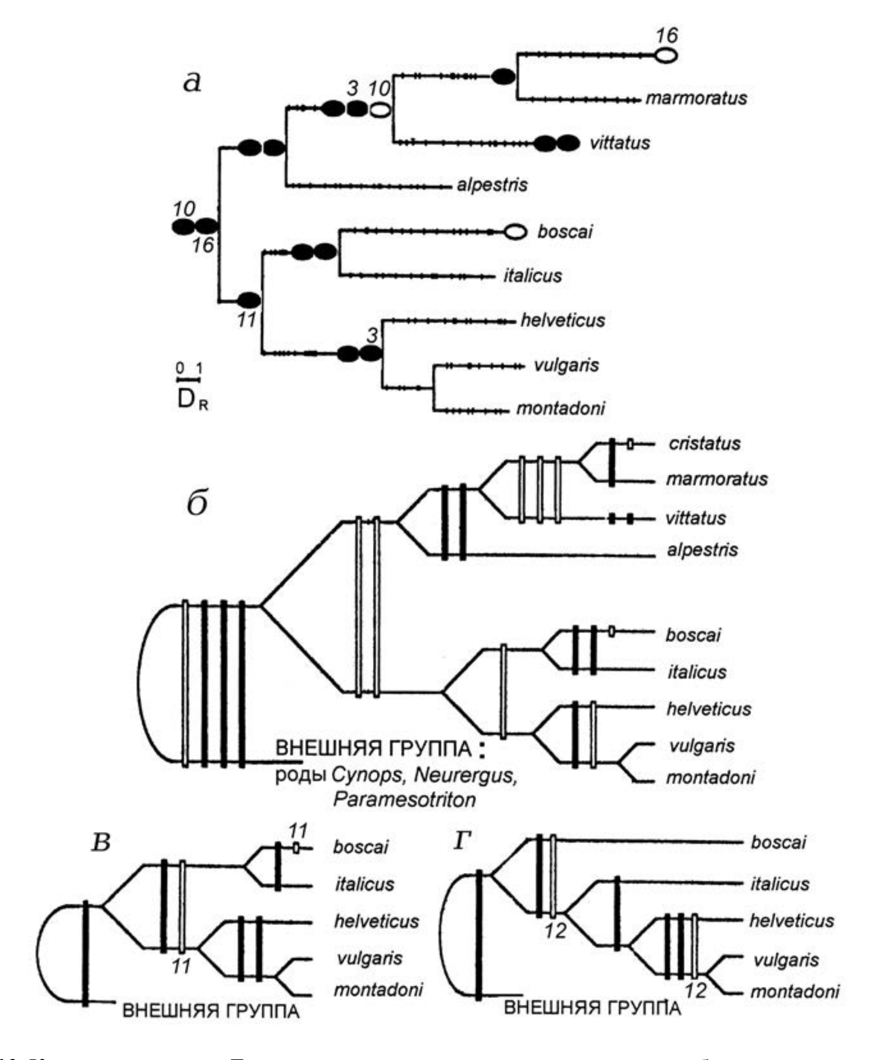


Рис.12. Кладограммы рода *Triturus,* при построении которых совмещены биохимические и поведенческие данные:
а – реконструированная биохимическая эволюция (преобразования молекулярных структур, соотнесенные с генетической дистанцией D_R, показаны насечками на ветвях кладограммы) синхронизирована с изменениями в брачном поведении видов. Черные эллипсы обозначают появление той или иной акции в поведенческом репертуаре, белые эллипсы – исчезновение конкретных акций. Цифровые обозначения эллипсов соответствуют номерам поведенческих признаков в табл. 3; *б* – та же схема, где черными поперечными линиями показаны синапоморфии, а белыми – признаки, расцениваемые в качестве гомоплазий. В зависимости от того, какую именно акцию считать гомоплазией (ей могут быть поведенческие признаки *11* либо *12*), меняется гипотетическая схема филогении в нижней ветви кладограммы (позиции *в* и *г*) (из: Arntzen, Sparreboom, 1989, упрощенно).

заться гомоплазией, кладограмма будет отвечать той или иной из предлагаемых альтернатив.

О некоторых методических трудностях сравнительно-этологического подхода

На примере реконструкций эволюционной истории тритонов можно уяснить главные объективные трудности, присущие всему направлению сравнительно-этологических исследований.

Прежде всего, далеко не всегда очевидно, присутствует или отсутствует некий поведенческий признак у данного вида. Дело в том, что само *выделение признаков* в поведеческом континууме – процедура в высшей степени условная, во многом основанная на интуиции исследователя. В таблице 3 возможность разных толкований показана скобками и знаками вопроса. В данном случае (т. е. при сравнительном анализе брачного поведения разных видов тритонов) проблема чаще всего возникает при попытке классифицировать движения хвоста, разные варианты которых оказываются структурно простыми акциями, зачастую весьма сходными между собой.

Вообще говоря, поведенческие признаки (движения и позы) не имеют четко очерченных границ. Чтобы избежать трудностей в их оконтуривании, еще в период расцвета классической этологии была предложена концепция *типичной интенсивности* (Morris, 1957). Суть этой концепции иллюстрирует рис. 13, где показаны позы самца черношейной каменки (*Oenanthe finschii*) в момент формирования брачной пары и на последующих этапах ее консолидации. В позиции *а* показана типичная интенсивность демонстраций самца при максимальном уровне его мотивации. В последующие дни в связи с привыканием к присутствию самки экспрессивность демонстраций самца прогрессивно снижается (позиции *б* и *в*).

Можно видеть, что при минимальном уровне мотивации демонстрация утрачивает все те особенности, которые первоначально придавали ей характер экстравагантного ритуала. Фигурально выражаясь, сложно структурированная акция постепенно утрачивает свои характерные особенности (динамичность движений, акустический аккомпанемент и др.) и «редуцируется» в итоге до стандартной повседневной позы. Когда наблюдатель изо дня в день контролирует развитие событий, у него не возникает сомнения в том, что все три варианта действия самца, изображенных на рис. 13,– это «один и тот же» тип поведения. Однако при попытке создать формализованный каталог репертуара данного вида птиц возникают очевидные трудности. Все зависит от того, насколько дробной классификации склонен придерживаться исследователь и, соответственно, сколько поведенческих «признаков» он усмотрит в данной этограме.

Существенно, что в подобных случаях приходится говорить об очевидной вариабельности «фиксированных схем действий», что входит в явное противоречие с тезисом об их жесткой стереотипности (подробно об этом см. Schleidt, 1974). Указанное обстоятельство создает большие сложности при попытках оценить степень сходства-различий в поведении близких видов, у которых гомологичные моторные координации подчиняются общей схеме, различаясь в основном степенью интенсивности тех или иных телодвижений. Хороший пример сказанному дает демонстрация «долгий крик» у больших белоголовых чаек, у которых основные межвидовые различия касаются амплитуды движений головы (рис. 14). То, что у одного вида мы считаем демонстрацией максимальной («типичной») интенсивности, у другого может в норме соответствовать умеренному или даже низкому уровню мотивации. Иными словами, различия здесь носят не столько качественный, сколько количественный характер. Важно заметить, что сама степень вариабельности телодвижений (в границах между типичной интенсивностью и

Таблица 3. Представленность стереотипных акций (признаки *1–16*) в брачном поведении 9 видов тритонов рода *Triturus* (по: Arntzen, Sparreboom, 1989, с изменениями)

Виды	Признаки видоспецифического поведения															
	Движения хвоста				Движения туловища и головы								Передача сперматофора			
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*
montandony	+	(+)	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+
vulgaris	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+
helveticus	+	(+)	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+
italicus	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
boscai	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+
alpestris	+	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+
vittatus	-	-?	+	-	+	+	-	+	+	-	-	-	+	+	+	+
cristatus	-	-?	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-
marmoratus	-	-?	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+
Внешняя группа*	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-	+	+	+	-

Обозначения: + признак присутствует; (+) по-видимому присутствует; ? скорее отсутствует; - определенно отсутствует.
* Роды *Cynops*, *Neurergus*, *Paramesotriton*

«слабыми» вариантами при низкой мотивации) может служить важным параметром в сравнительно-этологических исследованиях.

Вторая существенная трудность состоит в разграничении гомологий и гомоплазий. Так, при сравнении демонстративного поведения чаек и крачек трудно сказать, гомологичны ли у тех и у других позы, характеризующиеся резким наклоном головы (рис. 15, 1*б* и 3*а*).

Немалые методические трудности связаны также с получением первичного эмпирического материала. Я имею в виду как колоссальные затраты времени при наблюдениях в поле за поведением каждого данного вида (где успех далеко не всегда гарантиро-

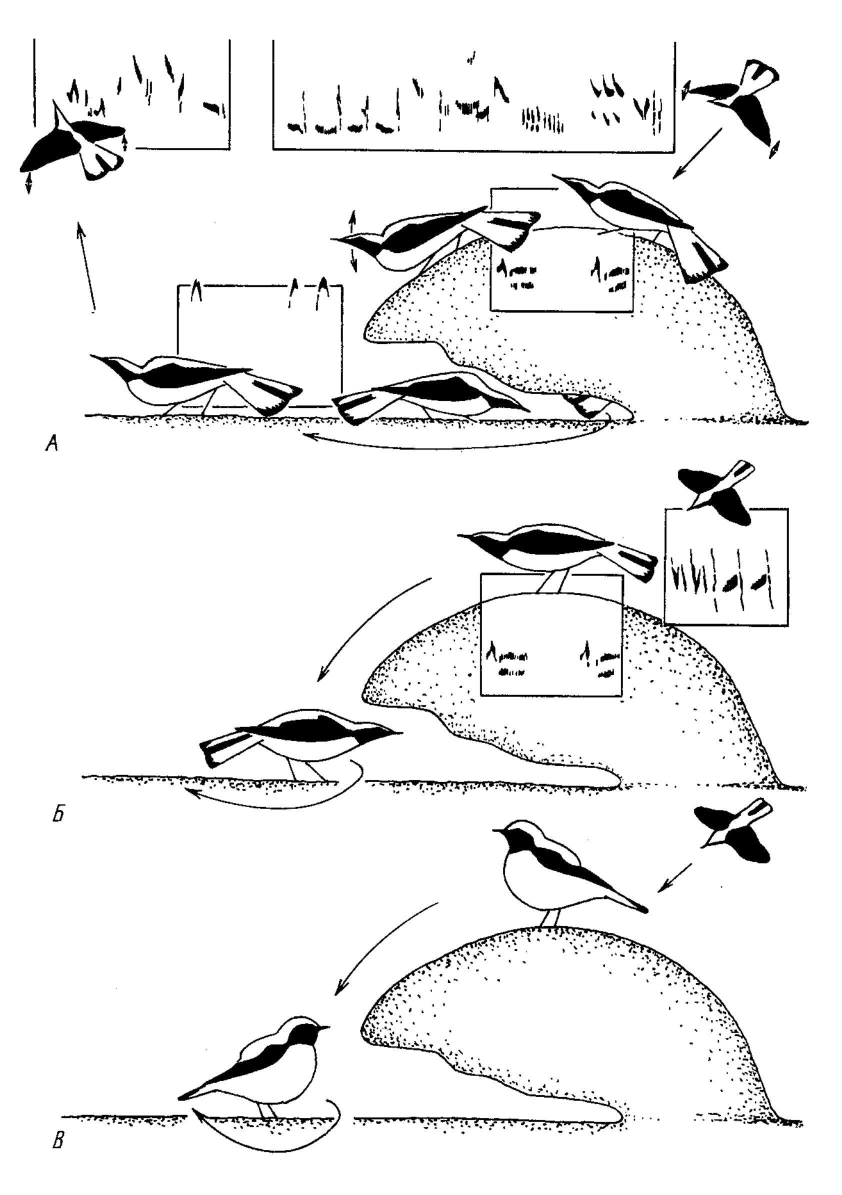


Рис. 13. Позы и вокализация самца черношейной каменки (*Oenanthe finschii*) в момент формирования брачной пары (*А*) и на последующих этапах ее консолидации (*Б*, *В*) (из: Панов, 1999).

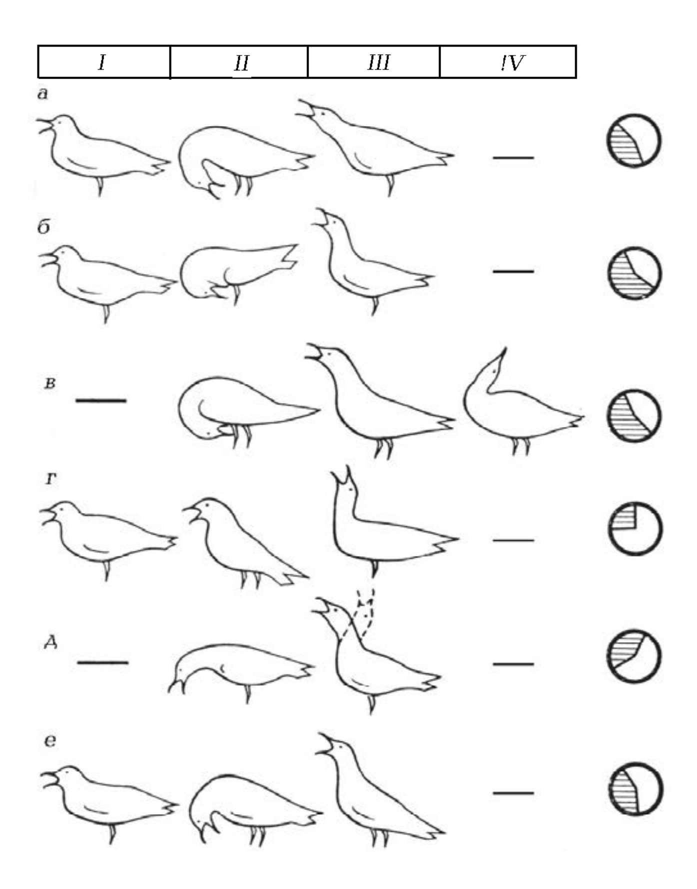


Рис. 14. Схематическое изображение демонстраций «долгий крик» у 6 видов больших белоголовых чаек. Римские цифры – последовательность фаз движений головы. Отсутствие фаз I и (или) IV у некоторых видов обозначены прочерком. В правом столбце заштрихованными секторами показана видоспецифичная амплитуда движения головы. *а* – *Larus belcheri*, *б* – *L. crassirostris*, *в* – *L. delavarensis*, *г* – *L. canus*, *д* – *L. californicus*, *е* – *L. argentatus* (из: Литвиненко, 1980).

ван), так и непреодолимые зачастую сложности в получении сравнительного материала по достаточно обширному спектру видов. Даже в том случае, если объектом сравнительно-этологического анализа выбран таксон невысокого ранга (род, семейство), плодотворные результаты могут быть получены лишь при широком охвате входящих в него видов. Если ареал рода охватывает несколько зоогеографических областей, исследователь, как правило, не в состоянии собственными силами изучить поведение всех (или хотя бы большей части) представителей данного таксона. Казалось бы, выход из этой ситуации – в кооперации исследователей из разных регионов. Однако, даже в том случае, если удастся создать подобный неформальный коллектив, продуктивному сравнению описаний, выполненных его членами, препятствует отсутствие стандартных способов фиксации данных (о чем уже было сказано выше).

Практически бесполезным оказывается, как правило, и обращение к такому традиционному поставщику информации, как литературные источники. Если говорить о птицах, то в настоящее время в литературе отсутствуют качественные описания поведения многих самых обычных видов Европы и Северной Америки, не говоря уже о

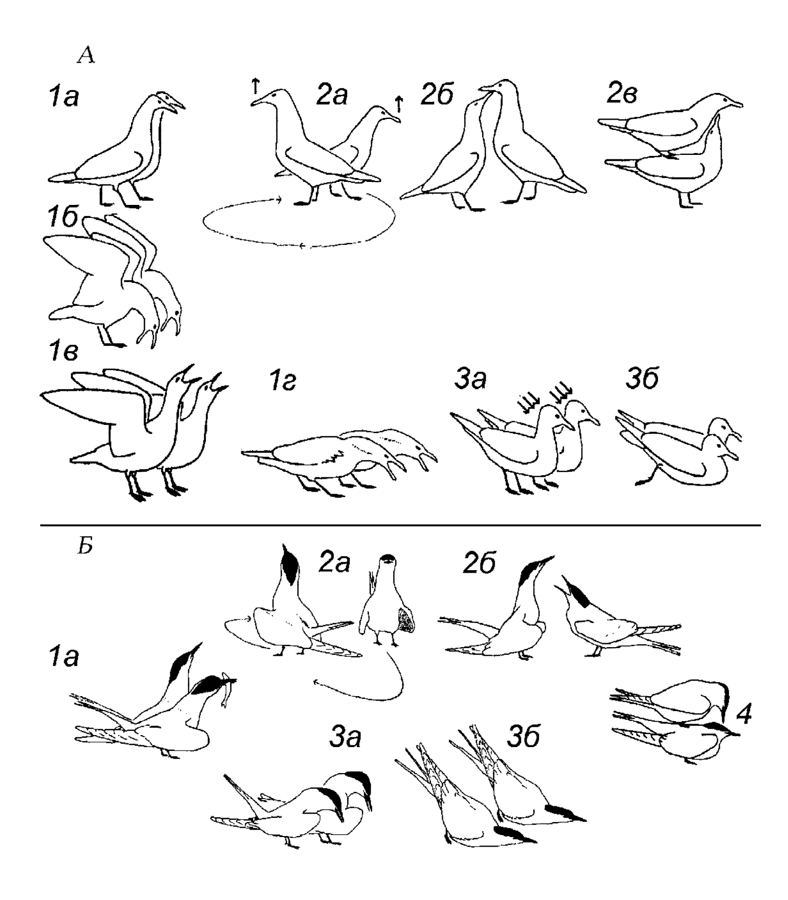


Рис. 15. Моторика сигнального поведения в близкородственных семействах чаек (*А*) и крачек (*Б*). В качестве модельных видов взяты хохотунья (*Larus cachinnans*) и речная крачка (*Sterna hirundo*). Последовательностью цифр и букв показана смена акций, доминирующих в контактах самца и самки по ходу репродуктивного цикла. В обоих позициях (А и Б) верхний ряд ведет к копуляции, нижний – к гнездостроению (из: Панов, Зыкова, 2002).

представителях тропических фаун. Такого рода дефицит первичного материала во многом исключает возможность широкомасштабных сравнительно-этологических исследований.

Актуальные задачи современной сравнительной этологии

Существование названных трудностей отнюдь не дает нам права отказаться от сравнительно-этологических исследований. Следует назвать несколько актуальных задач, к решению которых этологи еще только подходят.

Одна из них состоит, на мой взгляд, в том, чтобы реконструировать поведенческие архетипы надвидовых таксонов (ранга рода и выше). Этот подход позволит зоологам усилить свои позиции в сфере макросистематики. Последняя в настоящее время подвергается сильнейшим потрясениям в силу того, что в этой области инициатива оказалась в руках кабинетных исследователей, опирающихся на молекулярно-генетические методы (см., например, Sibley, Alhquist, 1990; Павлинов, 2003; Банникова, 2003). Пер-

вые попытки выявить дивергентные различия в этологических характеристиках близкородственных семейств у птиц предприняты в недавних работах автора (Панов, Зыкова, 2001; Панов, 2003).

В связи с этим в систематике таксонов выше видового особенно актуальным становится использование сравнительного этологического подхода. Его ближайшая цель – эксплицитное формулирование, которое можно рассматривать как описание некоего поведенческого архетипа, характеризующего тот или иной таксон данного ранга.

Вторая важная задача – исследование этологических изолирующих механизмов. Сходство в поведении близкородственных видов предполагает, согласно существующим воззрениям, возможность гибридизации между ними. Задача состоит в том, чтобы установить пределы различий, которые необходимы и достаточны для поддержания репродуктивной изоляции (см. Панов, 1989: 324-325).

Заключение

В момент появления сравнительной этологии на научной сцене ей предсказывали большое и перспективное будущее. Внутренний мир животных, формы выражения ими эмоций, экстравагантные способы их взаимодействий друг с другом – все это предстало перед зоологами в новом и неожиданном свете. Изучение поведения животных было перенесено из лабораторий в живую природу, где исследователей ожидало неслыханное богатство материала для проверки уже существовавших в то время гипотез об эволюции органического мира и для формулирования новых.

К сожалению, этот триумф сравнительной этологии оказался на удивление коротким. Биология устремилась к идеалу точных наук, требуя от своих служителей статистически достоверного количественного знания. Изучение поведения животных в природе, оказавшееся делом чрезвычайно тонким и трудоемким, не могло, однако, гарантировать подобных результатов. Идея о всесилии экспериментальных методик возобладала в умах, и многие этологи вернулись под сень лабораторий. В биосистематике возобладал миф о том, что только молекулярно-генетические данные способны раскрыть нам все секреты филогении. Так что и в этой области недавние надежды на познавательную роль сравнительно-этологических исследований оказались почти забытыми.

Но наиболее сильный урон сравнительная этология понесла от того, что в ее первоначальной программе не было предусмотрено достойного места для разработки принципов и методов стандартизованного описания поведения. В результате сравнительная этология оказалась в парадоксальном положении науки, не располагающей правилами рационального отображения своего объекта.

Между тем, как я попытался показать выше, задачи, первоначально поставленные перед сравнительной этологией, ни в какой мере не потеряли своей актуальности. Наряду с ними появились и новые задачи. Остается только надеется, что эта отрасль знания еще вернется к жизни, поскольку ее роль в понимании закономерностей эволюции трудно переоценить.

Развернутая программа реанимации сравнительной этологии изложена мной в другой работе (Panov, 1997). Успех этой программы требует отказа от первоначального атомистического подхода к сравниваемым структурам. Сопоставлению подлежат не отдельные их элементы, взятые в качестве неких самодовлеющих сущностей, изолированных друг от друга (моторные координации типа поз, полимодальные демонстрации, звуковые сигналы), а целостные системные образования, именуемые мной коммуникативными системами. Последние следует рассматривать не в статике (в виде неких перечней оптических и акустических сигналов), но в динамике их функционирования в реальном коммуникативном процессе.

При попытке оценить степень сходства и различий между коммуникативными системами (т.е. уровень их дивергенции) мы уже не можем ограничиться прежней практикой сопоставления одних лишь «типичных видовых сигналов». При работе с каждым из сравниваемых видов исследователь вынужден учитывать также способы комбинирования сигналов друг с другом внутри протяженных во времени ансамблей коммуникативного поведения, а также правила «компоновки» последнего с теми элементами повседневного поведения, которое также выполняет важные сигнальные функции. Необходимо также принимать во внимание характер обусловленности сигнального поведения социальными отношениями внутри дема. Высокая индивидуальная и ситуационная вариабельность большинства структурных элементов и колоссальные возможности их комбинаторики делают сравнительный анализ коммуникативных систем задачей чрезвычайно трудной, но вместе с тем – на редкость увлекательной.

Литература

Банникова А.А. 2003. Вклад эволюционной геномики в филогенетику и таксономию млекопитающих: обзор последних исследований. Териофауна России и сопредельных стран. Мат. Междунар. Совещ. 6-7 февр. 2003 г. Москва. С. 30-31.

Литвиненко Н.М. 1980. Чернохвостая чайка. М.: Наука. 144 с.

Никитин Е.Н. 1970. Объяснение – функция науки. М.: Наука. 278 с.

Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 305 с.

Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.

Панов Е.Н. 1999. Каменки Палеарктики: экология, поведение, эволюция. М.: КМК. 342 с.

Панов Е.Н. 2003. Этология «вертлявой славки» *Scotocerca inquieta* и изящной принии *Prinia gracilis* в связи с вопросом о границах семейства славковых (Sylviidae, Passeres, Aves). Зоол. журн. 82(3): 402-412

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 2001. Сигнальное поведение и коммуникация у черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* (Aves, Lari) как показатели его положения внутри подсемейства Larinae. Зоол. журн. 80(7): 839-855.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 2002. Сравнительный анализ коммуникативных систем в двух крупных таксонах ржанкообразных (Aves: Charadriiformes): чайки и крачки. Зоол. журн. 81(1): 91-104.

Поппер К., 1983. Логика и рост научного знания. Избранные работы. М.: Прогресс. 605 с.

Ainley D.G., 1975. Displays of Adelie penguins: a reinterpretation. Pp. 503-534 in: The biology of penguins. Macmillan Press.

Arntzen J.W., Sparreboom M., 1989. A phylogeny of Old World newts, genus *Triturus*: biochemical and behavioural data. J. Zool. Lond. 219: 645-664.

Frith C.B., Frith D.W. 1981. Displays of Lawes' parotia *Parotia lawesii* (Paradisaeidae), with reference to those of congeneric species and their evolution. Emu 83: 227-238.

Ganslosser U. 1992. Behavioral data support the currently proposed phylogeny of the macropodidae (Marsupialia). Australian Mammology 15: 89-104.

Golani I. 1976. Homeostatic motor process in mammalian interactions: a choreography of display. Pp. 69-104 in: Perspectives in ethology 2.

Index to Behaviour 1-132. Behaviour 1996. V. 133. Suppl.: 1- 258.

Lorenz K. 1939. Vergleichende Verhaltens forschung. Zool. Anz. Suppl. 12: 69-102.

Lorenz K. 1941. Vergleichende Bewegunsstudien an Anatinen. J. Ornithol. Suppl. 89: 194-294.

Miller E.H. 1988. Description of bird behavior for comparative purposes. Current Ornithology 5: 347-394.

Morris D. 1957. «Typical intensity» and its relation to the problem of ritualization. Behaviour 11: 1-12.

Panov E.N. 1997. Bird comparative ethology. Phys. Gener. Biol. Rev. 12(2): 3-66.

Panov E.N., Zykova L.Yu. 1997. Differentiation and interrelations of two representatives of *Laudakia stellio* complex (Reptilia, Agamidae) in Israel. Russian J. Herpetol. 4(2): 100-114.

Purton A.C. 1978. Ethological categories and some consequences of their conflation. Animal Behav. 26: 653-670.

Schleidt W.M. 1974. How «fixed» is the fixed action pattern? Ztschr. Tierpsychol. 36: 184-211.

Schleidt W.M., Crawley J.N. 1980. Patterns in the behaviour of organisms. J. Soc. and Biol. Structures 3(1): 1-15.

Schleidt W.M., Yakalis G., Donnely M., McGarry J. 1984. A proposal for a standard ethogram, exemplified by an ethogram of a blue-brested quail (*Coturnix chinensis*). Ztschr. Tierpsychol. 64: 193-220.

Sibley C.G., Alhquist J.E. 1990. Phylogeny and classification of the birds of the world. New Haven – Lnd.: Yale Univ. Press. 976 p.

Slater P.J. A reassessment of ethology. Pp. 89-113 in: The biology of brains.

Spurr E.B. 1975. Communication in Adelie penguin. Pp. 449-502 in: The biology of penguins. Macmillan Press.

Thompson N.S. 1987. Natural design and future of comparative psychology. J. Comp. Psychol. 101: 282-286.

Tinbergen N. 1952. Derived activities: their causation, biological significance and emancipation during evolution. Quart. Rev. Biol. 27: 1-32.

Van Rhijn J.G. 1981. Units of behavior in black-headed gull, *Larus ridibundus*. Anim. Behav. 29: 586-597.

6. Современное состояние и перспективы развития эволюционной социобиологии[1]

Эволюция органического мира – это процесс формирования многоуровневых системных объектов разной степени сложности. Эволюция популяции в каждый данный момент имеет своим результатом два неразрывно связанных, но принципиально различных явления: с одной стороны, индивидуальную морфофизиологическую систему, воплощенную в организме каждой отдельно взятой особи; с другой, систему межиндивидуальных связей, из которых складывается социальное поведение, поддерживающее этологическую структуру популяции. Поскольку социальное поведение выступает в роли одного из важнейших регуляторов демографического состава и пространственного размещения особей, оправданно рассматривать популяцию в качестве социо-демографической системы (Crook, 1970). Разнообразие в строении социо-демографических систем сопоставимо с видовым разнообразием животного населения Земли. Уже одного этого достаточно, чтобы причинный анализ путей долговременных преобразований социо-демографических систем и их эволюционной преемственности оказался одной из наиболее увлекательных и наиболее сложных задач, стоящих перед эволюционной биологией.

В первой части этой статьи мы коротко изложим суть наиболее популярных сегодня направлений в исследовании эволюции биосоциальности и дадим их критическую оценку. Во второй части будут рассмотрены возможности иных подходов к проблеме – с максимальным учетом широкого круга сведений, накопленных таксономией, зоогеографией и другими традиционными дисциплинами.

6.1. Основные понятия социобиологии: индивидуальный отбор, итоговая приспособленность и эволюция альтруизма

Основные принципы и подходы к проблеме эволюции биосоциальности сформулированы в работах Гамильтона (Hamilton, 1964) и Уильсона (Wilson, 1975). Конспективно их взгляды сводятся к следующему.

1. Биосоциальность – продукт длительного эволюционного развития жизни. Это явление вторичное, отделенное от так называемого «одиночного» способа существования рядом промежуточных стадий, таких как «субсоциальность», «квазисоциальность» и «семисоциальность» – Wilson, 1975). Социальный образ жизни – своего рода системная адаптация и, как всякая адаптация, дает определенные преимущества «социальным» видам по сравнению с «несоциальными».

2. Основным признаком, отличающим истинную социальность («эусоциальность») от предшествующих ей состояний, является так называемое репродуктивное разделение труда. Суть его в том, что степень заботы о потомстве со стороны разных членов социума связана обратной зависимостью с их репродуктивным вкладом в последующие поколения. Максимальное воплощение этого принципа мы находим, в частности, у общественных перепончатокрылых (пчелы, муравьи), у которых репродуктивные самки только воспроизводят потомство, а рабочие особи только опекают его, отказываясь при этом от размножения.

3. Такой отказ рассматривается как «жертвование» своими интересами в пользу других (размножающихся) членов социума, иными словами,– как проявление «альтруизма». Доводя эту мысль до логического конца, приходится приравнять эволюцию социальности к прогрессивному развитию альтруистического поведения.

---

[1] Зоол. ж. 1982, 59(7): 988-999.

4. Чтобы понять, почему поведение рабочих пчел, неразмножающихся «помощников» в коммунальных ячейках у ряда видов птиц (см. Brown, 1978) и другие подобные случаи трактуются как акты самопожертвования, приходится обратиться к господствующей в социобиологических исследованиях концепции «индивидуального отбора».

Поскольку социальность рассматривается с позиций прямолинейного адаптационизма, в рамках этого подхода ключевым становится вопрос, благоприятствует ли социальность особи, популяции или виду. Ответ дается однозначный: в результате развития социальности выигрывает особь, которая повышает свою приспособленность (fitness) за счет пребывания в составе социальной ячейки. Этот результат достигается индивидуальным отбором, оценивающим «качество» особи по числу оставленных ею потомков. Поскольку особь склонна действовать «эгоистически», этот тип поведения будет развиваться в популяции автоматически (за счет распространения «эгоистических генов», носителями которых является преуспевающая в плане репродуктивного успеха особь – Hamilton, 1971; Dawkins, 1976). Контрпроцесс накопления «генов альтруизма» представляет собой более сложную задачу, которая решается благодаря самопожертвованию части особей своими главными эгоистическими интересами – оставить максимальное число потомков.

5. В этих условиях альтруизм может развиваться под действием родственного отбора (kin-selection), ведущего к повышению итоговой приспособленности особи-альтруиста. Если такой индивид, не производя собственных потомков, вносит существенный вклад в воспитание и опеку своих близких родственников, то он способен передать копии присущих ему «генов альтруизма» косвенным путем – через потомство своих близких родичей. Жертвуя собственными интересами сегодня, индивид может таким образом получить выигрыш в будущем, в форме итоговой (результирующей) приспособленности (inclusive fitness). Таким образом, распространение «копий своих генов», которое есть главная задача особи в соревновании с себе подобными, осуществится не обычным, «эгоистическим», а обходным – «альтруистическим» путем.

6. Итак, единицей отбора в этих построениях оказывается не группа особей[2], не индивид с его интегрированным фенотипом и даже не генотип в целом, а некие абстрактно понимаемые «гены», произвольно вырванные из целостного генома. Так, Биртрем (Bertram, 1976), ссылаясь, на работы Гамильтона, пишет: «Фактически это была модификация того предположительного способа, каким действует естественный отбор: путем селекции генов, а не .индивидов, несущих эти гены».

7. Отсюда вытекает и еще одна господствующая точка зрения, суть которой в том, что социо-демографическая система складывается в эволюции не путем изменения сложнейших коррелятивных отношений между ее составляющими, а как мозаика отдельных признаков (traits), каждый из которых унифункционален и находится под своим собственным, независимым генетическим контролем. Важнейшая категория ненаследственных фенотипических модификаций вообще не рассматривается.

8. Расчленение социальной системы на некие дискретные элементы, или признаки, однозначно детерминированные генетически, производится таким способом, чтобы можно было в дальнейшем рассматривать полезность каждого из них для отдельной особи (Clutton-Brock, Harvey, 1976: 225). Эволюционная судьба этих признаков определяется, в основном, их взаимной конкурентоспособностью, описываемой в экономических понятиях «платы» и «выигрыша», которые трактуются совершенно произвольно. Соглас-

[2] Идеологи социобиологии отрицают даже гипотетическую возможность группового, междемного и межпопуляционного отбора. Между тем их основополагающая концепция «итоговой приспособленности особи» базируется на анализе процессов, которые охватывают множество особей, относящихся к разным поколениям.

но этой точке зрения, развитие в эволюции данного поведенческого признака обеспечено в том случае, если обладающие им особи теряют меньше, а выигрывают больше (в плане дальнейшего репродуктивного успеха), чем при каком-либо альтернативном типе их поведения. Суть этого подхода наиболее ярко иллюстрируется следующим высказыванием: «Другие особи (родичи или неродичи) обычно должны получать выигрыш, дезориентируя потенциального альтруиста таким образом, чтобы он расценивал их как более близких ему родственников, чем это есть на самом деле. Отбор на эту способность обманывать делает более трудной задачу точного определения степени своего родства к другим особям» (Clutton-Brock, Harvey, 1976: 295). Абиологизм, вульгарно-антропоморфический и схоластический характер такого типа построений не требует дальнейших комментариев.

Анализируя эту систему взглядов, следует в первую очередь отметить ее редукционистский характер, стремление к все большему атомизму, элементаризму, который характерен для механистической картины жизни, берущей начало от Демокрита и получившей максимальное выражение в концепциях ньютоновской физики. Эта модель реальности находится в явной конфронтации с организмической моделью, идущей от Гегеля и послужившей отправной точкой в развитии классического дарвинизма (Mason, 1979). Дарвин (1939: 624) видел суть исторических преобразований живого в «…последовательных слабых изменениях, из *которых каждое до известной степени полезно* изменяющейся форме, но часто обусловливается корреляцией с другими частями организации» (разрядка моя – *Е.П.)*. Идея об относительном характере наблюдаемой в природе целесообразности и о сложности коррелятивных связей между составляющими любой биологической системы является одной из самых принципиальных основ дарвиновского видения мира. Эти мысли приобретают особенно актуальное звучание сегодня, когда важнейшей задачей науки становится выяснение законов, лежащих в основе процессов организации и управления.

Сводя идею индивидуальной приспособленности к одной лишь дифференциальной размножаемости, Гамильтон и его последователи фактически отказываются от самой содержательной стороны теории естественного отбора. Многоплановая сущность процесса борьбы за существование сведена к чисто антропоморфической категории «эгоистического поведения», которое, однажды появившись, будет неизбежно прогрессировать в популяции, не подвластное действию каких-либо внешних по отношению к популяции селективных сил. Иными словами, дарвиновская приспособленность как некое соответствие реального фенотипа реальной среде уже не рассматривается (см. Грант, 1980: 74–77). Вместо нее – вероятностная перетасовка абстрактных генетических детерминантов, изолированных не только друг от друга, но по существу и от фенотипа, если, разумеется, не воспринимать фенотип как простую механическую сумму «признаков», каждым из которых руководит «свой собственный» ген. Но для идеологов рассматриваемого направления фенотип представляется именно таким образом – в соответствии с архаическими принципами «генетики мешка с бобами» (Майр, 1974: 182, 205). Именно это дает социобиологам возможность редуцировать интегральный процесс эволюции социального поведения к неким мутациям мифических «генов альтруизма» и «генов эгоизма» (Alexander, 1974) и к их последующей механической перетасовке.

Обещая противопоставить «анализ точных путей распространения гена» «беглым и праздным замечаниям о полезности того или иного типа поведения для популяции и вида», Гамильтон (Hamilton, 1972) уповает на всесилие математического аппарата в деле решения вековых загадок биологии. Однако здесь легко забыть о том, что лишь глубокое понимание сущности анализируемого объекта способно удержать математику в рамках биологической реальности (см. Коли, 1979: 13).

Формальные модели, столь популярные в сегодняшних исследованиях по биосоциальности, несут на себе печать двух фатальных пороков. Это, во-первых, чрезмерный априоризм, в основе которого лежит биологическая неадекватность, нереальность главных исходных допущений; во-вторых, тенденциозность в отборе эмпирических данных, призванных подтвердить справедливость, биологическую «работоспособность» и прогностическую ценность модели. Характеризуя общее состояние этой системы взглядов, один из видных орнитологов отмечает «…отсутствие точности в проведении полевых исследований, нехватку ясных и широких подходов, путаницу в терминах и понятиях и засилье антропоморфизма – этого камня преткновения современной социобиологии» (Brown, 1978: 145). Если упрек в несовершенстве эмпирических методов сбора материала нельзя считать вполне справедливым, то замечание об антропоморфическом характере основополагающих построений в социобиологии кажется чересчур мягким, ибо эта тенденция представляется нам поистине угрожающей и разрушительной.

6.2. Перспективы формирования адекватных подходов к изучению эволюции социальных систем

В этом разделе мы коротко остановимся на некоторых перспективных подходах, которые можно противопоставить известной узости и общей антропоморфической направленности современной западной социобиологии, чтобы вернуть эту дисциплину в общее русло насущной эволюционно-биологической проблематики.

Социальность как необходимый атрибут жизни

Учитывая всю противоречивость явления позитивного и негативного взаимодействия организмов, едва ли можно зафиксировать некий этап в постепенном ходе органического развития, когда исчезает антиномия «пользы – вреда» и формируется некая «социальность», которую можно описывать преимущественно в понятиях взаимной выгоды. Уже древнейшие и наиболее просто организованные существа – бактерии и цианобактерии обладали и обладают свойством «социальности», что выражается в их способности к формированию локальных систем надорганизменного уровня, функционирующих как биологически целостные образования. Это своеобразные «колонии», известные под названием зооглей и консорциев (Козо-Полянский, 1924).

Очевидно, нет резкой грани между мутуализмом, при котором осуществляется общий принцип разделения труда между элементами надорганизменной кооперативной системы, и паразитизмом в его крайнем выражении, когда один из участников взаимодействия только выигрывает, а другой – только теряет (например, паразитизм, приводящий к гибели хозяина). Отсутствие грани между кооперацией и паразитизмом даже в пределах одной и той же системы хорошо иллюстрируется на примере коммунального гнездования у кукушек *Crotophaga sulcirostris* (см. Vehrencamp, 1977, 1978). Доминантная самка, откладывающая свои яйца в общее гнездо в последнюю очередь, но почти не насиживающая коммунальную кладку, ведет себя как внутривидовой паразит (Vehrencamp p, 1977: 405). Такого рода паразитизм, имеющий и другие формы проявления у *C. sulcirostris,* можно рассматривать как предпосылку к облигатному межвидовому паразитизму у других видов кукушек.

Если рассматривать феномен биосоциальности с более широких позиций, не сводя его к антропоморфической категории «альтруизма», то для понимания путей и принципов эволюционного преобразования социо-демографических систем нам понадобится привлечь максимум данных, накопленных в рамках традиционных биологических дисциплин. В этом смысле первая задача состоит в том, чтобы попытаться совместить наши

знания об этологической структуре современных видов и популяций с существующими данными по филогении интересующих нас таксонов.

Филогенетические данные как необходимая руководящая нить в изучении эволюции социальности [3]

В современной социобиологии существует явная тенденция рассматривать идеализированные феноменологические и функциональные ряды, вектор развития которых задан априорно. Явно или неявно предполагается, что эволюция биосоциальности идет в сторону увеличения размеров групп и, соответственно, приводит к усложнению их внутренней структуры. Рассмотрим эту традиционную точку зрения на одном примере, попытаясь противопоставить ей возможность иных трактовок.

Хотя вопрос о критериях «сложности» социальной системы нигде специально не обсуждается, интуитивно можно считать сложными так называемые «полигинно-полиандрические» системы репродукции у птиц (Wittenberger, 1979). Если, следуя этому автору, взять в качестве эталона «просто организованных» систем территориальность в сочетании с «сериальной» моногамией, то способы репродукции у таких видов, как нанду *(Rhea americana)* и некоторые тинаму (Tinamiformes), действительно представляются необъяснимо усложненными.

Так, у нанду в начале периода размножения большие стаи самок распадаются на группы из 2–15 особей. Среди самцов формируется порядок ранжирования. Выделяются доминантные самцы, каждый из которых присоединяется к группе самок и формирует собственный гарем. Самец строит гнездо, и все самки откладывают яйца на его край. После этого самец закатывает яйца в гнездо, прогоняет от него самок и начинает насиживать. Изгнанные самки переходят к другому самцу, и каждая их группа последовательно взаимодействует с 10–12 самцами. Участие в яйцекладке одновременно многих особей, вынужденных синхронизировать свою активность, неизбежно влечет за собой определенные элементы дезорганизации. Из-за асинхронности яйцекладки в начале каждого цикла гнезда с яйцами слишком рано несущихся самок часто бывают брошены. Самец нередко бросает инкубируемую кладку, содержащую несколько десятков (до 50) яиц, если хотя бы одно из них портится от жары и «взрывается». От высокой температуры гибнет много поздних кладок, которые самец должен время от времени покидать при уходе на кормежку. Конкуренция самцов на почве обладания уже готовыми кладками не может не приводить к дополнительной гибели яиц (Bruning, 1973; Бевольская, 1976).

Как полагает Орайенс (Orians, 1978), отношения подобного рода могли развиться из моногамной системы с равным распределением родительских обязанностей. Отказ самок от ухода за потомством квалифицируется как «дезертирование» (Trivers, 1972; Wittenberger, 1979), которому в эволюции должно было предшествовать типичное для большинства птиц родительское поведение самок.

Однако можно представить себе совсем иной путь становления полигинно-полиандрических систем, предположив, что начальным этапом явился такой тип репродукции, который мы находим у примитивных курообразных из семейства Megapodidae. У них наблюдаются все типы переходов от полного отсутствия заботы о потомстве (отложенные яйца развиваются под действием неорганических источников тепла – роды *Megacephalon* и *Eulipoa*) до специализированного ухода за кладкой со стороны одного лишь самца, регулирующего температуру в куче растительного мусора, куда самка периодически откладывает новые яйца (*Leipoa ocellata* из полупустынь Австралии). Вполне

[3] Через 8 лет после выхода в свет этой статьи близкая точка зрения была высказана в работе: Rhijn J.G. van. 1990. Unidirectionality in the phylogeny of social organization, with special reference to birds. Behaviour 115(3–4): 153–174.

очевидно, что такая стратегия наиболее близка к исходному, «рептильному» типу взаимоотношений полов и минимальной заботы о потомстве.

Таким образом, «реверсия» половых ролей, имеющая естественным следствием системы, свойственные нанду и тинаму, может быть первичным, а не вторичным явлением у птиц. Насиживание кладок самцами характерно для всех современных страусов и тинаму (в том числе и моногамных), а также для киви *Apteryx*. Как известно, тинаму и страусоподобные – это наиболее древние и примитивные из всех ныне живущих птиц. Тинаму морфологически наиболее близки к нанду, а киви – к казуарам (Карташев, 1974). Таким образом, преимущественная роль самца в уходе за потомством (гнездостроение, насиживание, вождение выводка) – черта, несомненно, общая для предковых форм той филогенетической ветви птиц, к которым относятся куриные, журавлеобразные и куликообразные. Заметим, что в этих и только в этих группах описаны различные формы полиандрии, в основе которой как раз и лежит преимущественная забота самца о потомстве.

Все это совершенно не учитывается в многочисленных попытках вывести полиандрические и полигинно-полиандрические системы из моногамно-территориальных. В работах такого плана конкретные биологические данные подменяются формальной апелляцией к соотношению платы и выигрыша при использовании животными тех или иных индивидуальных стратегий (Graul et al., 1977; Orians, 1978; Wittenberger, 1979; и др.). Отсюда – неизбежный порочный круг в объяснениях и полная растерянность перед невозможностью понять причины наиболее важных особенностей анализируемых систем (см. Wittenberger, 1979: 306-307).

В рассматриваемом нами случае эволюционный ход событий гипотетически может быть описан следующим образом. Первая стадия – самка откладывает яйца, самец заботится о них. Вторая стадия – забота самца о потомстве сохраняется, но в гнездо откладывают яйца несколько самок, сразу же покидающих коммунальную кладку. Самки могут переходить затем к другим самцам, как у нанду и у некоторых видов тинаму (*Crypturellus boucardi*, *Nothoprocta cineracens*), но самки могут и оставаться с самцом, осуществляя тот или иной вклад в инкубацию, как у африканского страуса *Strutio camelus* (Frame, 1978) или тинаму *Nothocercus bonapartei* (Schafer, 1954). Частный случай – самки не объединяются в группы и держатся поодиночке. При этом самка может переходить от одного самца к другому (тинаму *Crypturellus variegatus* – Beebe, 1925) или же оставаться с самцом у гнезда (эму, казуары). Учитывая отсутствие резких граней между моногамией и полигинией (на что указывает широкая распространенность у птиц факультативной полигинии), легко представить себе постепенную эволюцию от чрезмерно усложненных полигинно-полиандрических систем с их высокими энергетическими затратами в сторону энергетически более выгодных территориально-моногамных отношений.

Если верны предположения, что полигинно-полиандрические системы были исходно свойственны всем страусоподобным птицам (включая эпиорнисов и моа) или большинству из них и если этот тип отношений действительно энергетически невыгоден, то указанные обстоятельства могли способствовать эволюционному угасанию этой группы. Сейчас известно примерно 45–60 ископаемых видов из 6 отрядов страусоподобных и только 7 рецентных (примерно 10–13%). При исключительной редкости полигинно-полиандрических видов в классе Aves абсолютно доминирует моногамия (Crook, 1965). Это веский довод в пользу ее селективных преимуществ (Lack, 1978) над всевозможными полиандрическими системами, многие из которых, как мы полагаем, подвергаются постепенной элиминации.

Можно было бы возразить, что если вид обладает неким типом социальной системы, который был выгоден в прошлом, но оказался менее пригодным в сегодняшних условиях, то это не обязательно должно вести к вымиранию вида, если ему достаточно

сменить мало эффективную стратегию на более эффективную. Однако ряд фактов показывает, что сложившаяся система обладает высокой консервативностью. Так называемая одновременная полиандрия – система не менее экзотическая, чем описанный тип полигинно-полиандрических связей. Она встречается по существу только у наиболее древних Куликовых, в семействе якановых (Jacanidae), включающем всего лишь семь видов, пять из которых относятся к монотипическим родам. При этом полиандрия описана у азиатских (*Metopidius indicus*, *Hydrophasianus chirurgus*), африканского (*Actophilornis africana*) и американских (*Jacana jacana, J. spinosa*) видов (Jenni, 1974). Предполагается, что часть видов моногамны (хотя и у них забота о потомстве может быть прерогативой одного лишь самца).

Трудно представить себе конвергентное развитие столь необычной системы репродукции. Проще допустить, что эта «сложная» система первична для якан, тогда как моногамия вторична. Аналогичную картину мы видим в примитивном семействе журавлеобразных – у трехперсток (подотряд Turnices, 3 рода, 15 видов). Вероятно, у большинства видов, населяющих Азию, Африку, Южную Европу и Австралию, имеет место полиандрия, но не одновременная, как у якан, а последовательная. При этом, по крайней мере у некоторых видов, самки собираются на коллективные тока, посещаемые самцами *(Turnix tanki blanfordi* – Панов, 1973). Самцы насиживают кладку и заботятся о выводке, самки не принимают участия в уходе за потомством.

Таблица. Таксономия подотряда Charadrii с указанием числа родов и видов с поведенческой и морфологической реверсией полового диморфизма (по данным: Карташев, 1974; Jenni, 1974; Van Tyne, Berger, 1976; и др.)

Семейства	Общее число родов	Число родов, в которых описана реверсия половых ролей	Общее число видов	Число изученных видов с поведенческой реверсией ролей	Число изученных видов, у которых самки окрашены ярче самцов
Jacanidae*	6	4	7	5 (полная)**	-***
Rostratulidae	2	1	2	1	1
Haemotopidae	1	-	4	-	-
Charadriidae	9-32	1	60	1 (частичная)**	1
Scolopacidae	24-26	1	75	1	-
Phalaropidae	1-3	3	3	3 (полная)	3
Recurvirostridae	4	-	7	-	-
Dromadidae*	1	-	1	-	-
Glareolidae*	7	-	16	-	-
Thinocoridae*	2	-	4	-	-
Chionidae*	1	-	2	-	-
Всего	58-85	10	181	11	4

Семейства из монотипических подотрядов.
** полная реверсия половых ролей: самка вообще не принимает участия в заботе о потомстве; частичная реверсия: самка может насиживать свою последнюю кладку, тогда как предыдущие насиживает самец (самцы).
*** У ряда полиандрических видов самки значительно крупнее самцов (Jenni, Collier, 1972; Vernon, 1973; Maxon, Oring, 1980).

Таким образом, мы видим, что в классе птиц наиболее необычные: (интуитивно воспринимаемые как «сложные») системы репродукции встречаются в немногих, наиболее древних и примитивных отрядах, подотрядах и семействах. Эти таксоны, несмотря на их высокий иерархический ранг, включают в себя, как правило, небольшое число видов: от одного в отряде африканских страусов до 15 в подотряде трехперсток. Единственное исключение – отряд тинаму с 42 рецентными видами. Тот факт, что виды с ревертированными половыми ролями составляют не более 2–3% от общего числа видов птиц, может указывать на невысокую конкурентоспособность всевозможных полиандрических систем по сравнению с территориальной моногамией. Итак, можно предположить, что эволюция социальности у птиц могла идти в направлении от сложных ячеек, включающих более двух размножающихся особей (полигинно-полиандрическая система, территориальность с одновременной полиандрией) к структурно упрощенным (территориальная моногамия).

Однако вполне вероятно, что такое направление развития на одном этапе эволюции может смениться прямо противоположным на другом этапе. Иллюстрацией этому может служить подотряд Куликовых (Charadrii), таксономическая структура которого приведена в таблице. Из таблицы следует, что виды с поведенческой реверсией половых ролей распределены по семействам неравномерно. Они составляют от 50 до 100% всех видов в семействах Jacanidae, Rostratulidae и Phalaropidae, содержащих малое число видов (от двух до семи). Здесь поведенческая реверсия половых ролей является полной и, как правило, сопровождается морфологической реверсией полового диморфизма (самки лишены наседного пятна, они ярче или значительно крупнее самцов[3]). Полное неучастие самок в заботе о потомстве служит одной из главных предпосылок полиандрии. Вторая необходимая предпосылка – способность самки откладывать более одной кладки за сезон. У трехцветного плавунчика *Phalaropus* (*Steganopus*) *tricolor* возможность повторных кладок не установлена, и полиандрия пока не описана (Howe, 1975).

Учитывая несомненную примитивность семейств Jacanidae и Rostratulidae, а также определенную таксономическую изолированность семейства Phalaropidae (Козлова, 1961; Юдин, 1965), допустимо рассматривать характерные для них особенности полового диморфизма и репродуктивных систем как весьма древние признаки и в этом смысле как «первичные» для подотряда Charadrii.

В гораздо более богатых видами семействах Charadriidae и Scolopacidae известно всего лишь по одному случаю реверсии половых ролей, причем она не полная, а частичная. У хрустана *Charadrius* (*Eudromias*) *morinellus* самки немного ярче и крупнее самцов, у пятнистого улита *Tringa* (*Actitis*) *macularia* – значительно крупнее. У этих видов некоторые самки откладывают за сезон одну кладку и принимают некоторое участие в ее насиживании, хотя и не всегда. Другие самки несутся дважды или трижды (до 5 раз) в сезон и более или менее регулярно насиживают некоторые из отложенных ими кладок (обычно последнюю). В промежутках между последовательными кладками самка может менять партнера (Pullianen, 1970; Hilden, 1975; Oring, Maxon 1978).

Неоднократно высказывалась мысль, что такого рода факультативная последовательная полиандрия может быть производной от моногамии (Jenni, 1974; Pitelka et al., 1974; Hilden, 1975; и др.). Это предположение выглядит достаточно правдоподобным. Считают, что переход от строгой моногамии к полиандрии рассматриваемого типа мог осуществляться через промежуточную стадию «множественных кладок». Фено-

[3] В отличие от большинства других таксонов птиц, куликам вообще свойственны более крупные размеры самок по сравнению с самцами. В частности, у моногамных песочников отношение средней длины крыла самцов и самок составляет 0,95–0,99. У песочников, как и у некоторых других куликов, самцы крупнее самок лишь у промискуитетных видов, в частности, у тех, для которых характерна мимолетная встреча половых партнеров на токах (Pitelka et al., 1974).

менологический (не филогенетический) ряд, иллюстрирующий возможный ход событий, может быть построен на примере подсемейства песочниковых (Calidritinae, Scolopacidae – см. Pitelka et al., 1974). Из 24 видов этой группы 14 строго моногамны. Оба партнера поочередно насиживают кладку, а позже заботятся о выводке. Правда, по крайней мере у шести видов самка покидает выводок раньше, оставляя его на попечение самца (Myers, 1981).

Совместное участие обоих партнеров в заботе об их общей кладке и о выводке описано у песчанки *Calidris* (*Crocethia*) *alba* в Гренландии (Pienkowski, Green, 1976). У этого вида в других районах самка, как полагают, поочередно откладывает две кладки, из которых первую насиживает самец, а вторую – она сама (Parmelee, Payne, 1973; другие источники см. в работе: Pitelka et al., 1974). Аналогичная ситуация возможна у кулика-воробья *Calidris minuta* (см., например, Кищинский, Флинт, 1973). Наконец, у белохвостого песочника *Calidris temmincki* самка в промежутках между последовательными кладками (двумя или тремя), как правило, меняет партнера (Hilden, 1975), хотя и не исключена моногамия с заботой каждого из партнеров об одной из кладок, отложенных самкой (Коханов, 1973). В Финляндии самцы этого вида несомненно склонны к полигинии и промискуитету (Hilden, 1975). Таким образом, полигинно-полиандрическая система белохвостого песочника в целом имеет много черт сходства с тем, что мы видели у хрустана и пятнистого улита. Однако, в отличие от них, у белохвостого песочника не наблюдается редукции родительского поведения самок и, кроме того, сохраняется тот же тип полового диморфизма, что и у типично моногамных песочников (самка немного крупнее самца и не отличается от него по окраске).

Многие авторы видят адаптивный смысл «экстренной системы множественных кладок» в ее лабильности, оппортунистичности. Временный характер связей между половыми партнерами и, особенно, отсутствие жесткого стереотипа в их отношениях допускают сиюминутную реализацию любой из возможных репродуктивных стратегий: полигинию, полиандрию, промискуитет и даже возврат к факультативной моногамии. При избытке самцов в популяции самка может переходить от одного к другому, откладывая две или более кладок за сезон. При отсутствии свободных самцов она может оставаться со своим первым партнером, содействуя ему в насиживании кладки или гарантируя ее возобновление в случае гибели (Graul, 1973; Pitelka et al., 1974). В известной степени это относится и к плавунчикам с их более специализированной факультативно-полиандрической системой (Kistchinski, 1975; Shamel, Tracy, 1977).

Хотя сама гипотеза происхождения полигинно-полиандрических и полиандрических систем ржанок, улитов и песочников из моногамии не единственно возможная, а причины и механизмы становления этих систем требуют дальнейшего изучения (Myers, 1981), сейчас важно другое. Мы хотим подчеркнуть, что последовательная полиандрия этих видов принципиально отличается от гораздо более жестко детерминированных систем первичной полиандрии, которые именно в силу своей консервативности и стереотипности нередко страдают от непроизводительных затрат (например, у нанду *Rhea americana*).

Итак, не исключено, что две системы, обладающие заметным внешним сходством, могут оказаться весьма различными как по существу, так и по происхождению, будучи начальным и конечным этапами в гипотетическом ряду эволюционных событий.

Проблема эволюции социо-демографических систем (и их важнейшего звена – репродуктивных стратегий) в последние годы привлекает внимание многих социобиологов. В одной из недавних обобщающих работ на эту тему Виттенбергер (Wittenberger, 1979) приходит к выводу, что в основу общей теории эволюции репродуктивных стратегий может быть положен небольшой набор исходных общих принципов. «Неравномерность распределения критических ресурсов, возможность получения помощи в воспитании потомства со стороны самца и реализация им стратегии дезертирования пред-

ставляются главными факторами, определяющими (тактический) выбор самки; социальность самок, их поиски ситуаций (удобных для) размножения и реализация самками стратегии дезертирования – вот основные факторы, воздействующие на (тактический) выбор способа репродукции самцом». Нетрудно видеть, что шесть пунктов этого перечня в лучшем случае могут быть использованы для констатации свойств существующих социо-демографических систем и весьма мало пригодны для объяснения их эволюционного становления и преемственности.

Чтобы убедиться в правоте этого утверждения, рассмотрим аргументацию Виттенбергера (1979) в его попытках объяснить адаптивный смысл полигинно-полиандрической системы у *Rhea.* С точки зрения оптимизации индивидуальной стратегии самки ее уход от кладки может быть выгоден, поскольку она получает возможность отложить яйца в гнезда других самцов. Что же касается самца, то его выигрыш далеко не столь очевиден, «Центральный и пока еще не решенный вопрос состоит в том,– пишет Виттенбергер,– почему самец должен изгнать всех самок и выполнять все отцовские обязанности самостоятельно» (стр. 306). Точно так же Виттенбергеру не удается дать что-либо большее, чем описания других полиандрических систем с апелляцией к их полезности для особей того или иного пола. Однако такой подход не дает ни малейшей надежды понять, почему, например, в одних и тех же условиях некоторые виды куликов придерживаются моногамии, тогда как таксономически близкие им формы склонны к полиандрии или промискуитету.

Мы видим причину этого неуспеха не только в недостатке эмпирических данных, которые, как полагает автор, прояснят картину в дальнейшем, а прежде всего в том, что предлагаемая им исследовательская стратегия основана на порочном круге. Задача теории – дать систему операциональных принципов (гипотез), указывающих возможные пути для объяснения тех или иных явлений реальности. «Принципы», предлагаемые Виттенбергером,– это перечень как раз тех самых явлений, которые он считает нужным объяснить. Тот факт, что ему не удается это сделать, указывает на недостаточность предлагаемых им категорий, на их односторонность и несовершенство как инструмента причинного анализа.

Мы видим главный дефект схемы Виттенбергера и аналогичных ей построений в том, что при таком подходе анализируемые системы рассматриваются как самостоятельные, изолированные сущности, вырванные из временной канвы эволюционного развития и сопоставляемые друг с другом в любых возможных произвольных сочетаниях. Здесь «принцип преемственности» с самого начала заменен «принципом полезности».

Трюизм, согласно которому способ существования вида и есть оптимальная реализация свойств данного вида, незаметно превращается в главный объяснительный принцип, что сразу же отрезает все пути самой идее эволюционного преобразования и развития. Этому направлению должна быть противопоставлена иная позиция, согласно которой консервативные структуры, унаследованные системой от предковых систем,– это важнейший компонент, который и заслуживает всестороннего анализа. Будучи своеобразными атавизмами, эти компоненты социо-демографической системы требуют для своего объяснения гораздо более широкого биологического подхода, чем тот, в основе которого лежит утилитаристский принцип максимальной «полезности». Стремление видеть в строении любой биологической системы одни лишь позитивные моменты ведет к отрицанию идеи внутренней борьбы противоположностей и тем самым лишает систему основного диалектического стимула к саморазвитию.

Литература

Бевольская М.В. 1976. Роль стадных отношений при воспроизведении нанду (*Rhea americana*) в условиях зоопарка «Аскания-Нова». С. 21-22 в: Групповое поведение животных:. М. : Наука.
Грант В. 1980. Эволюция организмов. М.: Мир. 407 с.
Дарвин Ч. 1939. Происхождение видов путем естественного отбора. С. 253-667 в: Соч. 3. М-Л: Изд. АН СССР.
Карташев Н.Н. 1974. Систематика птиц. М.: Высш. школа. 367 с.
Кищинский А.А., Флинт В.Е. 1973. Случай сдвоенного гнездования у кулика-воробья. С. 56-57 в: Фауна и экология куликов: М.: Изд. МГУ
Козо-Полянский Б.М. 1924. Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. М. 147 с.
Козлова Е.В. 1961. Ржанкообразные. Подотряд кулики. Фауна СССР. Птицы. 2(1) ч. 2. Л.: Изд. АН СССР. 500 с.
Коли Г. 1979. Анализ биологических популяций. М.: Мир. 359 с.
Коханов В.Д. 1973. Материалы по экологии белохвостого песочника в Кандалакшском заливе Белого моря. С. 66-71 в: Фауна и экология куликов:. М.: Изд. МГУ.
Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с.
Панов Е.Н. 1973. Птицы южного Приморья. Новосибирск: Наука. 376 с.
Юдин К.А. 1965. Филогения и классификация ржанкообразных. В : Фауна СССР. Птицы, 2, 1, ч. I. М.-Л.: Наука. 261 с.
Alexander R.D. 1974. The evolution of social behaviour. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 325-373.
Beebe W. 1925. The variegated tinamou, *Crypturus variegatus variegatus* (Gmelin). Zoologica 6: 195-227.
Bertram, B.C.R. 1976. Kin selection in lions and evolution. Pp. 281-301 in: Growing points in ethology (eds P.P.G. Bateson, R.A. Hinde). Lnd - N.Y.- Melb.
Brown J.L. 1978. Avian communal breeding systems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9: 123-155.
Bruning D.F. 1973. The greater Rhea chick and egg delivery route. Natur. Hist. 82(3): 68-75.
Glutton-Brock T.H., Harvey P.H. 1976. Evolutionary rules and primate societies. Pp. 195-237 in: Growing points in ethology (eds P.P.G. Bateson, R. A. Hinde). Lnd.- N.Y.- Melb.
Crook J.H. 1965. The adaptive significance of avian social organization. In: Social organization of animal communities. Symp. Zool. Soc. Lond. 14: 181-218.
Crook J.H. 1970. Social organization and environment: aspects of temporary social ethology. Animal Behav. 18(2): 197-209.
Dawkins R. 1976. The selfish gene. N. Y.: Oxf. Univ. Press.
Frame G., 1978. The ostrich. Pacif. Discov. 28(3): 25-30.
Graul W.D. 1973. Adaptive aspects of the mountain plover social system. Living Birds 12: 69-95.
Graul W.D., Derrickson S.R., Mock D.W. 1977. The evolution of avian polyandry. Amer. Nat. 3: 812-816.
Hamilton W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour, I, II. J. Theor. Biol. 7: 1-52.
Hamilton W.D. 1971. Selection of selfish and altruistic behaviour in some extreme models. Pp. 57-91 in: Man and beasts: comparative social behavior (eds. J.F. Eisenberg, W.S. Dillon). Wash.
Hamilton W.D. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. Anim. Rev. Ecol. Syst. 3: 193-232.
Hilden 0. 1975. Breeding system of Temminck’s stint *Calildris temmincki.* Ornis Fenn. 52(4): 117-146.
Howe M.A. 1975. Behavioral aspects of the pair bond in Wilson’s phalarope. Wilson Bull. 87(2): 248-270.
Jenni D.A. 1974. Evolution of polyandry in birds. Amer. Zoologist 14(1): 129-144.
Jenni D.A., Collier G. 1972. Polyandry in the American iacana *Jacana spinosa.* Auk 89(4): 743-756.
Kistchinski A.A. 1975. Breeding biology and behavior of the grey phalarope, *Phalaropus fulicarius* in East Siberia. Ibis 117(3): 285-301.
Lack D. 1978. The significance of the pair bond and sexual selection in birds. Pp.328-341 in: Reading Sociobiol. S. Fr.
Mason W. 1979. Ontogeny of social behavior. Pp. 2-28 in: Handbook of behavioral neurobiology 3. Social behavior and communication (eds P. Marler, J.Q. Vanderberg). N.Y.- London.

Maxon S.J., Oring L.W. 1980. Breeding season time and energy budgets of the polyandrous spotted sandpiper. Behaviour 74(3-4): 200-263.

Myers J.P. 1981. Cross-seasonal interactions in the evolution of sandpiper social systems. Behav. Ecol. Sociobiol. 8(3): 195-202.

Orians G.H. 1978. On the evolution of mating systems in birds and mammals. Pp. 115-132 in: Reading Sociobiol. S. Fr.

Oring L.M., Maxon S.J. 1978. Instances of simultaneous polyandry by a spotted sandpiper *Actitis macularia*. Ibis 120(3): 349-353.

Parmelee D.F., Payne R.B. 1973. On multiple brood and the breeding strategy of arctic sanderlings. Behaviour 115: 218-226.

Pienkowski M.V., Green G.H., 1976. Breeding biology of sanderlings in North-East Greenland. Brit. Birds 69:165-177.

Pitelka F.A., Holmes R.T. MacLean S.F., Jr., 1974. Ecology and evolution of social organization in arctic sandpipers. Amer. Zoologist 14(1):185-204.

Pullianen E. 1970. On the breeding biology of the dotterel *Charadrius morinellus*. Ornis Fenn. 47(2): 69-73.

Schafer E. 1954. Les conotos. Bonn. Zool. Beitr. 5: 1-148.

Schamel D., Tracy D. 1977. Polyandry, replacement clutches and site tenacity in the red phalarope (*Phalaropus fulicarius*) at Barrow, Alasca. Bird-Band 48(4): 314-324.

Trivers R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 135-179 in: Sexual selection and the descent of man, 1871-1971(ed. B. Campbel). Chicago.

Van Tyne J., Berger A.J. 1976. Fundamentals of ornithology. N.Y.-London-Sydney-Toronto 808 p..

Vehrencamp S.L. 1977. Relative fecundity and parental effort in communally nesting anis, *Crotophaga sulcirostris*. Science 757(4301): 403-405.

Vehrencamp S.L.1978. The adaptive significance of communal nesting in groove-billed anis (*Crotophaga sulcirostris*). Behav. Ecol. and Sociobiol. 4(1): 1-53.

Vernon C.J. 1973. Polyandrous *Actophilornis africana*. Ostrich 44(1): 85.

Wilson E.O. 1975. Sociobiology: the new synthesis. Cambridge.

Wittenberger J.P. 1979. The evolution of mating systems in birds and mammals. Pp. 271-350 in: Handbook of behavioral neurobiology 3: Social behavior and communication. N.Y.-Lnd. Plenum Press.

7. Проблема коммуникации у животных: ее состояние и перспективы развития[1]

Проблемы передачи информации, связи и управления в последние годы привлекают все больший интерес биологов разного профиля. Очевидно, изучение этих вопросов позволит подойти к пониманию механизмов, управляющих существованием столь сложных систем, как популяция и биоценоз.

Кроме того, исследования коммуникации животных далеко выходят за рамки чисто биологической проблематики. Так, лингвисты хотят видеть в сигнализации, которой пользуются животные, некую предтечу человеческого языка и надеются постичь пути эволюционной преемственности в этих системах связи. Семиотики[2] пытаются найти место «языка» животных в своих классификациях знаковых систем, показать его сходство с теми знаковыми системами, изучение которых имеет более длительную историю, а также найти принципиальные отличия способов общения животных от систем связи с известными нам свойствами (например, от человеческого языка). Таким образом, перед этологами, наряду с задачей расшифровки тонких механизмов общения животных, возникает и другая задача – дать строгую научную базу для теоретических построений семиотики и эволюционной лингвистики.

Каковы бы ни были частные задачи того или иного исследования механизмов коммуникации, моделью всегда будет служить некое парное взаимодействие, при котором одна особь трактуется как отправитель, другая – как приемник сигналов. Сигналы, поступающие от отправителя к приемнику, рассматриваются как *сообщение*, а физическая модальность, при помощи которой передается сообщение, представляет собой *канал связи*. Эти понятия заимствованы из теории информации, где они имеют несколько более общее значение. Ниже мы рассмотрим те основные подходы, которые существуют сегодня в сфере понимания таких парных взаимодействий.

Гипотеза цепного взаимодействия по принципу «стимул-реакция»

Одна из широко распространенных точек зрения трактует парное взаимодействие между особями как последовательность цепных реакций с четкой обратной связью. Согласно этой схеме, взаимодействие двух особей выглядит как некий «диалог». Отправитель посылает сообщение, оно принимается приемником, который сразу же сам становится отправителем и посылает новое сообщение первому коммуниканту, ставшему на этом этапе приемником, и т.д. Иными словами, роли отправителя и приемника непрерывно меняются в ходе взаимодействия. Эта схема типична для классической этологии, и ее иллюстрации можно найти в любом традиционном руководстве. Известный пример – брачный танец трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*), ведущий к выметыванию икры самкой.

Сейчас становится все очевиднее, что применение такой схемы парного взаимодействия сильно ограничено. Прежде всего, она далеко не универсальна, так как в принципе приложима лишь к немногим типам межиндивидуальных взаимодействий – именно, к предсовокупительному поведению беспозвоночных и низших позвоночных. Особенно важна максимальная синхронизация действия у животных с наружным оплодотворением (например, у рыб), а также у видов, где контакт половых партнеров заканчивается передачей сперматофора от самца к самке (паукообразные, тритоны и др.). Здесь действительно можно ожидать четкой работы механизмов обратной связи и высокой детерминированности в чередовании поведенческих актов самца и самки. Определен-

[1] Зоол. ж. 1976 55(11): 1597–1611

[2] Семиотика – дисциплина, занимающаяся сравнительным изучением знаковых систем, от простейших систем сигнализации до естественных языков человека и формализованных языков науки.

ный акт одного из партнеров должен с высокой вероятностью вызывать вполне определенный поведенческий ответ второго партнера.

Однако детальные исследования последних лет показали, что даже и в этих случаях детерминистический характер цепных взаимодействий сильно преувеличен и представляет собой сильно идеализированную схему. Она возникает обычно на первом этапе наблюдений, но недостаточно подтверждается при интенсивных количественных исследованиях и в экспериментах. Так, цепной характер взаимодействия между самцом и самкой у тритона *Triturus vulgaris,* описанный в наблюдениях ряда авторов, не совпадает полностью с данными Хэллидея (Halliday, 1975), который пишет, что «…половое поведение тритонов не дает примера того изящного взаимодействия, которое мы находим в идеализированных описаниях…» этого процесса. Заметим, кстати, что превосходное исследование Хэллидея показывает, сколь продуктивно рассмотрение факторов, обычно отбрасываемых ради построения идеализированной (и в общем, тривиальной сегодня) схемы цепного взаимодействия.

Совершенно очевидно, что в основе «цепной гипотезы» лежит гипертрофированный принцип «стимул – реакция». Он гипертрофирован не только в плане признания его универсальности для всех стадий взаимодействия, но и в плане «значимости» самого стимула для приемника. Обязательность какой-то вполне определенной реакции особи приемника в ответ на определенный стимул, поступающий от отправителя, отражена в самом названии действующих в этой ситуации стимулов (так называемые «ключевые стимулы»). Согласно рассматриваемой концепции в ее наиболее законченной форме, стимул и реакция столь же комплементарны, как ключ и замочная скважина. Хотя эта наивная точка зрения уже давно оставлена подавляющим большинством исследователей, тень ее продолжает довлеть над многими исследованиями коммуникации, проводимыми в классических традициях. Интересно отметить, что идея о всеобщности принципа «стимул – реакция», не согласующаяся с самыми основами этологической теории и подвергнутая критике с первых шагов этой науки, наиболее цепко держится в сфере исследования коммуникации. Вероятно, не последней причиной является стойкость антропоморфических представлений и подсознательны перенос принципов вербального общения у человека, часто строящегося на диалоге, в совершенно иную сферу коммуникации у животных.

Принцип «стимул – реакция», по-видимому, мало продуктивен в описанной механистической трактовке, но это не значит, что он не работает вообще. Коль скоро особи взаимодействуют друг с другом и добиваются полезного биологического результата (о чем свидетельствует уж сам факт существования популяций), очевидно, что поведение одной особи служит стимулом для другой, вызывая ее ответные реакцию. Проблема, следовательно, сводится к тому, каковы те единицы поведения, которые при этом выполняют роль стимулов (или сообщений и ответных реакций).

Структура поведения и принципы выделения его единиц

Одна из первых задач исследователя поведения состоит в том, чтобы «…единый сложный “поток поведения”… описать и разбить на элементы, поддающиеся изучению» (Хайнд, 1975). Сложность задачи в том, что «поток поведения» представляет собой континуум, который может быть разбит на составляющие его элементы (или единицы) множеством различных способов, причем выбор того или иного способа зависит о задачи исследователя и от ряда методических обстоятельств. Как только способ разбиения выбран, он более или менее однозначно предопределяет возможности дальнейшего анализа и конечные теоретически выводы.

Существенно, что непрерывный «поток» (континуум) поведения может быть разбит или на единицы одного ранга, или же на иерархически организованные единицы

нескольких рангов. К сожалению, вопреки хорошо известной схеме иерархической организации поведения, предложенной еще 30 лет назад (Tinbergen, 1942), практическое применение этого принципа оказывается привилегией единичных исследований (Blurton-Jones, 1968; Goldani, Mendelsson, 1971 и др.). Подавляющее большинство исследователей пользуются до сих пор методом «одномерного» дробления поведенческого потока. Более того, это не столько дробление в строгом смысле слова, сколько вычленение из общей поведенческой цепи отдельных «стереотипных» реакций, которые определяются как «ритуализованные демонстрации». Они рассматриваются в качестве единственных или главных коммуникативных сигналов, которые и играют роль «ключевых стимулов». Что касается прочих, менее стереотипных звеньев поведенческой цепи, то их рассматривают в качестве подсобных, или фона, и в дальнейшем не принимаются во внимание. Иными словами, поведенческий поток трактуется как конечный набор дискретных демонстраций, вкрапленных в аморфную последовательность высоко изменчивых, нестереотипных реакций, которые не несут никакой коммуникативной функции.

Фиксирование внимания на отдельных, «стереотипных» звеньях цепи обусловливает типологический подход в изучении коммуникации, а игнорирование изменчивых «промежуточных» звеньев, цементирующих «демонстрации» в единую интегрированную цепь поведения, тормозит развитие стохастических представлений. Важно заметить, что приоритет типологического подхода над стохастическим родился из потребностей сравнительной, филогенетической этологии, ради сопоставления видоспецифических (наиболее стереотипных) особенностей поведения разных видов, и он до сих пор охраняет свою продуктивность в этой области. Однако этот подход, вероятно, не обладает достаточными основаниями и необходимой разрешающей способностью в сфере исследования тонких механизмов коммуникации между особями одного вида.

Одно из самых слабых мест господствующего типологического подхода состоит в том, что не существует никаких критериев для отделения «демонстраций» от прочих, «не ритуализованных» звеньев поведенческой цепи, кроме интуитивной, априорной позиции наблюдателя. Не вызывает сомнения тот факт, что классическая «демонстрация» (хорошим примером которой может служить известная реакция распускания надхвостья у павлина, синхронизованная с рядом других двигательных и акустических реакций) есть лишь крайний случай в непрерывном ряду поведенческих реакций, более или менее стереотипных или стереотипных на тот или иной манер (Barlow, 1968). По определению, «демонстрация» есть а) ритуализовавный и б) высоко стереотипный комплекс реакций (Moynihan, 1970). Произвольность в установлении степени стереотипности таких комплексов детально проанализирована в работе Шлейдта (Schleidt, 1974). Автор показывает, что степень стереотипности должна оцениваться, по крайней мере, по трем разным критериям. На практике эта процедура никогда не соблюдается. Еще более произвольны суждения о «ритуальном» характере той или иной реакции, которые базируются на субъективной оценке ее «заметности», «броскости» или «экстравагантности». Произвольность процедуры вычленения «демонстраций» приводит к тому, что в эту категорию попадают поведенческие единицы, несопоставимые по уровню интеграции, по своей структурной сложности.

Таким образом, сохраним ли мы мало продуктивное сейчас понятие «демонстрация» или отбросим его – в любом случае внимание должно быть перенесено на проблему иерархической организации поведения. Эта точка зрения последовательно проводится в книге Миллера с соавторами (1965: 28-30), которые указывают, что адекватное описание поведения должно учитывать одновременно несколько уровней его интеграции.

Что же имеется в виду, когда говорят об уровнях организации (или интеграции) поведения? Мы можем описать поведение как последовательность отдельных телодвижений (I, низший уровень), или как последовательность комплексов таких телодвижений, со-

вершаемых животным синхронно (II уровень), или как последовательность более интегрированных реакций, включающих, наравне с комплексами второго уровня, также различные типы локомоции (III уровень). В качестве единиц IV уровня можно рассматривать ансамбли кормового, комфортного, территориального и других категорий поведения, а в качестве единиц высшего, V уровня – целые стадии годового цикла – стадию зимовки, пролета, абонирования и защиты территории, образования пар и т. д. При таком подходе мы можем для построения единиц любого уровня использовать единицы всех нижележащих уровней, выбрав среди них такие, которые наиболее полно отвечают задачам исследования. При этом способе структурирования «демонстрация» в ее классическом, исходном понимании представляет собой в большинстве случаев единицу II уровня интеграции. Коль скоро при любой попытке тщательного описания коммуникативного поведения выясняется, что эта попытка неосуществима на базе единиц одного-единственного уровня организации, исследователь произвольно расширяет первоначальное понятие «демонстрации», включая в него наиболее заметные единицы I и III уровней (см., например, Smith, 1969; Chevalier-SkolnikoH, 1974; Kitchen, Bromley, 1974 и др.). В последней из этих работ к числу агонистических демонстраций относятся «упорный взгляд на оппонента» (единица I уровня), «демонстрация в латеральной позиции» и «поза подчинения» (классические демонстрации, единицы II уровня), «параллельное движение оппонентов с опущенной головой и прижатыми ушами» и «игра» (единицы III и IV уровней) и др. В результате, интуитивно ставя во главу угла традиционную процедуру «одномерного дробления» поведенческого потока, исследователь неявно привносит в нее принципы совершенно иного подхода – «структурно-иерархического».

Можно задать вопрос, представляет ли подобная методологическая эклектика реальную опасность для дальнейшего анализа и выводов. По-видимому, да, и порой весьма серьезную. Ближайшая методическая опасность становится вполне очевидной уже при первой попытке анализа цепей поведения (см. ниже), где первым условием является выбор единиц одного уровня, что обеспечивает неперекрываемость анализируемых категорий. Вторая, концептуальная опасность таится в дальнейших, теоретических обобщениях, в основу которых положено представление о конечном наборе «демонстрации», ведущее к постулированию конечного их количества у того или иного вида (см. раздел «Эволюция коммуникации»).

Анализ поведенческих последовательностей (секвенций)

В последние годы в области изучения коммуникации животных наблюдается переход от статического типологизирования (составление перечней видоспецифических «фиксированных демонстраций») к анализу организованных во времени поведенческих цепей. В рамках этого подхода мы не можем ограничиться вычленением из такой цепи отдельных реакций, обладающих какими-либо общими признаками (например, большей стереотипностью), и вынуждены рассматривать на равных основаниях как стереотипные акты, так и высоко изменчивые. И это понятно, ибо и те и другие вносят одинаковый вклад в целостную последовательность поведения. В центре внимания оказываются теперь причинно-следственные связи, обеспечивающие взаимообусловленность различных типов реакций.

К сфере этого направления относятся три тесно связанные группы проблем: 1) анализ индивидуального поведения животного вне коммуникативного контекста – например, искусственно изолированной особи (Slater, Ollason, 1972); 2) анализ последовательности реакций в цепи поведения одной особи в момент ее взаимодействия с другим коммуникантом; 3) анализ цепи взаимодействий между двумя (или более) коммуникантами. Анализ первых двух ситуаций показывает, как этого и следовало ожидать, что цепь поведения животного, находится ли оно в одиночестве или во взаимодействии с

себе подобными, в той или иной степени внутренне детерминирована. Иными словами, характер каждого данного акта внутри секвенции определяется предыдущими актами, уже выполненными животным, и определяет его последующие действия. Наиболее методически доступный способ описания такой детерминированной секвенции состоит в том, чтобы попытаться представить ее в виде марковского процесса первого порядка. Это значит, что данный акт секвенции должен зависеть только от непосредственно предшествующего ему акта и определять только непосредственно следующий за ним акт. В некоторых случаях секвенции индивидуального поведения удовлетворительно согласуются с такой моделью (Nelson, 1964; Lemon, Chatfield, 1971), тогда как другие исследования заставляют предполагать существование более сложных взаимосвязей типа марковских цепей второго или более высоких порядков (Slater, Ollason, 1972; Fentress, 1972). Методологические и методические проблемы, возникающие при анализе секвенций, подробно изложены в работе Слейтера (Slater, 1973).

Здесь важно напомнить, что количественный анализ всех типов секвенций базируется на построении матриц, с помощью которых вычисляются вероятности перехода от данного типа поведенческого акта к другим типам. Такой матричный метод порождает ряд методических трудностей, которые заставляют нас вернуться к проблеме выбора операциональных единиц поведения. Конечный результат исследования зависит от критерия, при помощи которого эти единицы будут выбраны. Проанализировав дважды одну и ту же секвенцию, но выбрав в качестве единиц реакции разного уровня, мы несомненно получим совершенно различные результаты. Эти результаты будут справедливы для описания поведения на избранном уровне. Если же мы поместим в одну матрицу единицы разных уровней, то категории в разных клетках матрицы должны частично перекрываться, что сделает полученные результаты попросту неверными. Отсутствие универсальных критериев для выбора единиц описания делает почти невыполнимой задачу сравнительного рассмотрения результатов, полученных разными исследователями даже на близкородственных видах.

Для устранения этой сложности предлагается пользоваться методами теории информации, которые позволяют сопоставлять количественные характеристики процессов коммуникации в отдаленных группах животных и при использовании разных каналов связи. Эти методы позволяют получить все количественные характеристики в одних и тех же единицах измерения – в битах (Dingle, 1972; Hazlett, Estabrook, 1974*а*, 1974*б*; Rubinstein, Hazlett, 1974). Однако, как указывают эти же авторы, количество информации в битах зависит от *числа* поведенческих единиц, включенных в анализ, тогда как количество этих единиц в свою очередь обусловлено выбором определенного уровня организации. В частности, Дайнгл (Dingle, 1972) пишет, что изучение коммуникации с использованием принципов теории информации может производиться как на базе классических «демонстраций», так и отдельных «телодвижений», не являющихся «демонстрациями» в общепринятом смысле (единицы I уровня по нашей терминологии). При этом для получения строгих результатов необходимо остановиться на анализе или первой, или второй категории, не смешивая их; оптимальная стратегия, по мнению Дайнгла, – анализ элементарных движений первого уровня. Таким образом, мы вновь оказываемся перед необходимостью выработки универсальных принципов описания иерархической структуры поведения на первом же этапе его адекватного количественного анализа.

Новые подходы к пониманию межиндивидуальных взаимодействий на основе анализа секвенций

Ясное осознание того факта, что секвенция поведения особи представляет собой внутренне детерминированную последовательность действий, которую можно уподо-

бить марковскому процессу, заставляет по-новому оценить значимость классической «цепной гипотезы». Поведение двух особей-коммуникантов можно теперь трактовать как две «параллельные» во времени марковские цепи. Каждый акт особи А в той или иной степени детерминирован ее предыдущими действиями и в то же время может модифицироваться за счет стимулов, поступающих от особи Б. Таким образом, поведение особи Б есть источник возмущений для цепи поведения особи А (и наоборот). Возникает коренной вопрос: каково соотношение в силе внутренних и внешних влияний, и какие из них являются определяющими в ходе парного взаимодействия.

Если в разобранной выше «цепной концепции» приоритет отдавался воздействиям извне (по принципу «стимул – реакция»), то сейчас ряд исследователей склоняется к представлениям о большей важности внутренних механизмов детерминации. Это предположение было экспериментально проверено на случае полового взаимодействия самца и самки тритона (Halliday, 1975). Хотя автор и обнаружил в этом случае ряд точек взаимодействия, в которых поведение партнеров подчиняется «цепному принципу», существует также много звеньев, в которых «…изменения в поведения самца необъяснимы в терминах стимуляции со стороны самки. Эти изменения касаются в основном времени переключения от какой-либо данной фазы последовательности (поведения самца – *Е.П.)* к последующей фазе…».

Дайнгл (Dingle, 1972), применивший методы теории информации к исследованию парных агрессивных взаимодействий у креветок рода *Gonodactylus*, делает вывод, что внутренняя детерминация поведения и влияния извне, со стороны оппонента, одинаково важны в плане временной организации секвенций. Нельсон (Nelson, 1964) исследовал предкопуляционные взаимодействия самца и самки у рыб рода *Glaudulocauda.* Он пришел к заключению, что изменения в поведении самки оказывают столь малое влияние на поведение самца, что этими влияниями вообще можно пренебречь. Сходной позиции придерживается и ряд других авторов.

Необходимо упомянуть комплекс исследований, в которых пропагандируется применение теории информации к исследованиям агрессивных взаимодействий у беспозвоночных (Hazlett et al., 1974*а*, 1974*б*; Rubinstein, Hazlett, 1974; Steinberg, Conant, 1974). По-видимому, подход к материалу в этих работах диктуется скорее потребностями метода, нежели реальной сущностью объекта. Ради получения матриц переходных вероятностей парное взаимодействие априорно уподобляется шахматной игре, где за каждым действием одной особи следует ответное действие другой. Важный вопрос о длине пауз между такими последовательными актами (подробно рассмотренный, в частности, в работе Хэллидея) здесь вообще не принимают во внимание, откуда напрашивается вывод, что эти «последовательные ходы» могут оказаться фикцией, и что в действительности единицей коммуникации может служить не отдельный акт, а более интегрированная последовательность актов каждого из оппонентов (см. Dingle, 1972). Возможность детерминации внутри поведенческих цепей каждого из оппонентов в этих работах обычно даже не оговаривается. Таким образом, здесь мы видим возврат к традиционной «цепной гипотезе» взаимодействия.

Однако цепное взаимодействие в этой трактовке носит уже явно стохастический характер. Специфика ответной реакции на данный акт зависит от особенностей взаимодействия как целого. В коротких агрессивных конфликтах, с одной стороны, и в длинных – с другой, ответные реакции на один и тот же стимул могут быть различны. Последовательность поведения инициатора конфликта может заметно отличаться (по вероятности переходов между отдельными актами) от таковой особи-оппонента. Различия обнаруживаются и в поведении «победителя» и «побежденного». Итак, первоначально обходя молчанием вопрос о внутренней детерминации поведения оппонентов, авторы этих работ приходят, по существу, к признанию большой значимости внутреннего настроя животного, определяющего интегральную схему поведения носите-

ля той или иной роли. Все это способствует акцентировании стохастической сущности обмена сигналами у животных в ущерб мало пригодному здесь детерминистическому подходу.

Другая важная особенность этих исследований состоит в том, что при составлении «кода», используемого видом в данном типе взаимодействий, исследователь уже не ограничивается перечнем «ритуальных демонстраций». Наряду с ними в качестве операциональных единиц поведения используются типичные элементы «несигнального фона»: «приближение», «уход», а также «отсутствие каких-либо действий». Более того, в работе Стейнберга и Конента показано, что именно такие сигналы дают максимальный вклад в передачу информации от одного коммуниканта к другому. К сожалению, при «одномерном» дроблении секвенций, которое мы находим во всех рассмотренных статьях, невозможно избежать перекрывания отдельных единиц, – особенно если они относятся к разным уровням интеграции поведения. По-видимому, здесь требуется разработка новых методов, которые позволили бы вести параллельный анализ по крайней мере на двух уровнях одновременно.

Единица поведения и единица коммуникации

В предыдущих разделах мы говорили о единицах дробления поведенческой цепи. После выделения таких единиц разных рангов возникает вопрос: какого же ранга единицы могут выступать в качестве главных носителей содержательной информации. Здесь по аналогии (хотя и весьма далекой) можно сослаться на пример человеческой речи. Исходной структурной единицей речи является фонема[3] , однако ее вклад в содержание высказывания весьма относителен и исчерпывается в осовном возможностями эмоциональной окраски речи (Гальперин, 1974). Вероятно, и более крупная единица речи – слово само по себе не обладает в большинстве случаев большими коммуникативными возможностями. Пул (Pool, 1961), в частности, считает, что «…существуют единицы, более приспособленные для действительного процесса коммуникации, чем единичные слова». Этот лингвист выделяет более крупную, содержательную единицу, именуемую им «строительным блоком речи».

До недавнего времени в этологии полностью господствовала точка зрения, согласно которой такой содержательной единицей коммуникации может быть демонстрация, т. е. единица II ранга. Эта позиция была охотно принята лингвистами, интересующимися коммуникацией животных, семиотиками и зоосемиотиками. В частности, Степанов (1971) пишет: «Этологи обнаружили, что весь комплекс инстинктивного поведения животных, в особенности низших, распадается на ряд *довольно отчетливо отграниченных* друг от друга “кадров”… следовательно, по крайней мере некоторые звенья такой цепи (инстинктивного поведения – *Е.П.)* являются постоянно, регулярно и в типичной форд воспроизводимыми *знаками*» (курсив мой – *Е.П.).* Речь, несомненно, идет о классических «ритуализованных демонстрациях», которые, по определению, дискретны и способны передавать недвусмысленную информацию (см., напр., Thorpe, 1975), т.е. обладают неким вполне определенным *значением*.

Итак, мы видим, что в проблеме выделения единиц коммуникации коренными являются, во-первых, вопрос о дискретности сигналов, во-вторых, об их значении. Оба эти вопроса, вероятно, далеки решения. По поводу дискретности в этологической литературе существует много оптимистических высказываний. Например, Тинберген (Tinbergen, 1975) указывает, что между отдельными визуальными демонстрациями у чаек существуют переходные варианты, но они встречаются реже самих демонстраций. Но, как я уже упоминал выше, эти границы устанавливаются интуитивно и произволь-

---

3 Фонема – звук речи, сохраняющий свое постоянство во многих словах данного языка.

но. Чем более высокой априорно допускается изменчивость внутри «типа», тем «реже» будут встречаться промежуточные варианты. Можно задать условия, при которых сигнальная система вида будет выглядеть как *идеальный континуум*.

В попытках установить «значения» того или иного сигнала до недавнего времени господствовала следующая процедура. Сначала априорно вводится несколько функциональных категорий: половое, агрессивное, отвлекающее поведение и пр. Затем все разнообразие выделенных у вида демонстраций разносится по этим разрядам. Так мы получаем этограмму вида, подразделенную на «брачные», «агрессивные», «умиротворяющие», «отвлекающие» и прочие демонстрации. Существует и несколько более дробная классификация, подразделяющая социальные реакции на антапосематические (взаимные угрозы), гамосематические (используемые при образовании пар), эпигамические (ведущие к спариванию) и послебрачные (Huxley, 1938). Будучи отнесена к какой-либо из названных категорий, демонстрация приобретает ярлык «значения».

Слабость такого подхода обнаруживается уже на первых этапах обработки эмпирического материала. Так, отношения брачных партнеров («половое поведение») включает много антагонистических реакций, вплоть до открытой драки. Как в соответствии с описанной схемой охарактеризовать «значение» таких реакций? Эти трудности привели к замене ряда антропоморфических терминов (агрессивное, умиротворяющее поведение и пр.) более нейтральным понятием «агонистическое» (в буквальном переводе – полемическое) поведение. Оно несколько шире понятия «агрессивное» поведение, но, соответственно, и более расплывчато.

Другой, более кардинальный путь преодоления неудобств описанной классификации, – это принятие гипотезы «конфликта мотиваций». Согласно этой гипотезе, «демонстрация» не есть выражение «чистой» мотивации (агрессивной, сексуальной, страха), а является как бы их равнодействующей, причем форма демонстрации определяется относительным вкладом трех перечисленных типов мотивации и степенью их «внутреннего конфликта». Однако эта гипотеза сталкивается с рядом трудностей. Во-первых, она не универсальна. Так, Хэллидей (Halliday, 1975) пишет, что она неприменима к поведению хвостатых амфибий, у которых отсутствуют какие-либо признаки «агрессивных тенденций». Во-вторых, гипотеза не способна объяснить многие типичные формы поведения птиц, на материале изучения которых она и была выдвинута. Так, у весьма большого числа видов демонстрации при антагонистических встречах самцов идентичны с таковыми при образовании пар, а иногда – и при копуляции. Между тем, в каждом из этих случаев логично ожидать разных сочетаний мотиваций: при столкновении самцов это, согласно гипотезе, агрессивность и страх, а в преддверии копуляции – сексуальность, агрессивность и страх, причем доля агрессивности (и, вероятно, страха) должна быть в последнем случае значительно ниже.

В этих условиях антапосематические, гамосематические и эпигамические демонстрации не могут, следуя гипотезе, быть идентичными, но факт остается фактом. Недостаток места не позволяет привести ряд других, не менее очевидных неувязок. К. Лоренц (Lorenz, 1958) пытается выйти из этих затруднений, говоря, что результат непосредственного конфликта мотиваций приобретает стабильную форму в ходе эволюционного процесса «ритуализации», после чего демонстрация становится стереотипной и сохраняет свое выражение в широком спектре внешних условий и внутренних состояний организма. Иными словами, конфликт действует лишь на начальных стадиях эволюционного становления демонстрации. Однако здесь нет однозначного согласия с трактовкой Тинбергена, из рассуждений которого следует, что конфликт мотиваций определяет форму демонстрации и тогда, когда она, казалось бы, уже сформирована. Заметим, кстати, что и сама концепция «ритуализации» выглядит весьма умозрительной (см. ниже статью в этом сборнике: Панов и др. «Сигнальное поведение журавлей…»).

Деление демонстраций на агрессивные, брачные и пр. не имеет под собой и достаточной физиологической базы. В частности, одни и те же физиологические факторы (например, половой гормон тестостерон) могут стимулировать как агрессивное, так и «брачное» поведение (Lincoln et al., 1972). Однако вопрос о степени специфичности действия внутренних стимуляторов поведения (таких, как гормоны) выходит за рамки этой работы. Тем не менее, исследования в этой области не противоречат позиции, что «демонстрации» могут быть вовсе не результатом конфликта одновременно действующих мотиваций, а скорее внешним выражением некоего неспецифического, недифференцированного возбуждения. Форма же демонстраций определяется преимущественно интенсивностью такого возбуждения (по поводу неспецифического возбуждения см. Хайнд, 1975: 235–237). Тогда прокрустово ложе подразделения демонстраций на брачные, агрессивные, отвлекающие и пр. может быть сдано в архив, что откроет пути для более адекватного описания и анализа социальных реакций. Важно, что при этом «демонстрация», как таковая, перестает быть фетишем проблемы коммуникации, и мы сможем обратиться к исследованию более интегральных цепей поведения, которые невозможно классифицировать на базе одной только конфликтной гипотезы.

Другой, несколько более «семиотический» подход к классификации значения сигналов предложен в работе Слейдена (Sladen, 1969). Он делит все многообразие информации, передаваемой в сообщениях, на следующие 4 типа. *Локаториые* сигналы указывают приемнику на факт присутствия и видовую или половую принадлежность отправителя. *Обозначающие* сигналы свидетельствуют о готовности отправителя включиться в некие совместные действия с приемником (будь то конфликт, копуляция и т.д.). Сигналы этого второго типа несут также информацию об обстановке (факт обладания территорией, о присутствии пищи или хищника и др.). *Оценочные* сигналы заставляют приемника реагировать на определенный стимул из числа нескольких присутствующих в данный момент. И, наконец, *предписывающие* сигналы, поступление которых от отправителя заставляет приемника выбирать из всего поведенческого репертуара и осуществлять определенные последовательности действий. Эта классификация имеет ряд слабых мест – например, широкое перекрывание II и IV категорий и др. Очевидно, практическое ее применение весьма ограничено. Однако она прогрессивна в том смысле, что переключает внимание с мало работоспособного «мотивационного» подхода на совершенно иной строй мысли. Упомянем еще классификацию Смита (Smith, 1969*a*), разбор недостатков которой потребовал бы слишком много места.

Весьма существенно, что лишь очень немногие типы сигналов отправителя обладают для приемника тем свойством, которое можно отдаленно уподобить «свободному значению» по терминологии лингвистов. Свободное значение – это значение слова вне контекста (словари, например – это перечни свободных значений слов). В коммуникации животных относительно независимы от контекста, вероятно, лишь некоторые «локаторные» сигналы. Подавляющее большинство прочих сигналов оказываются содержательными лишь в данном контексте, в определенной ситуации. Именно поэтому одна и та же демонстрация отправителя может использоваться и как негативный сигнал при конфликте, и как позитивный – при копуляции. Уникальная система коммуникации пчел – хорошо известные танцы (наиболее совершенный тип «предписывающего» сигнала) могут выполнять свою функцию лишь при солнечном освещении или при поляризованном свете солнца[4]. Карликовая пчела (*Apis florea*) может совершать танец лишь на горизонтальной поверхности, и сразу теряет способность

---

[4] Теперь установлено, что эти танцы вообще не выполняют коммуникативной функции. См. Веннер, Уэллс, 2011. «Анатомия научного противостояния. Есть ли “язык” у пчел?».

передать сообщение, если плоскость, где она «танцует», ставится на ребро (Frisch, 1975). Готовность к передаче тех или иных сигналов определяется в огромной мере сиюминутным состоянием отправителя, детерминированным как непосредственно предшествующими событиями в его жизни, так и событиями достаточно отдаленными. В последнем случае вероятность появления того или иного сигнала диктуется стадией суточного или даже годового цикла, в которой находится отправитель.

Универсальность многих сигналов, используемых в большом числе разных ситуаций, часто обозначается как полифункциональность. Не ограничиваясь простой констатацией существования такой полифункциональности, надо подчеркнуть, что этот факт заставляет отказаться от тщетных попыток приписать сколько-нибудь определенные «значения» сигналам низких структурных уровней. Подчеркивая важность ситуации (контекста), мы можем прийти к выводу, что временные и пространственные характеристики ситуации могут играть во взаимопонимании не меньшую, если не большую роль, нежели специфика формы сигналов. В рамках данной ситуации, ее временных и пространственных характеристик, «значением» обладают лишь интегрированные последовательности поведения III, IV и более высоких уровней. В частности, танец пчелы включает вращение брюшком (единица I уровня), бег по прямой и 2 перемещения по дугообразной траектории (единицы II уровня). Танец повторяется многократно за один «сеанс», образуя, таким образом, последовательность III уровня. Ни один из элементов I и II уровня, будучи изолирован от других элементов, ничего не значит сам по себе, значима лишь их полная временная последовательность, которая и есть единица коммуникации[5]. При этом танец содержателен лишь тогда, когда он совершается в улье (центр социальной активности), определенным образом ориентирован в пространстве и согласован с временем суток (именно, с положением солнца).

Если мы рассматриваем в качестве истинных единиц коммуникации подобные длинные цепи реакций, то существенным образом меняется взгляд на проблему дискретности. Тот же танец пчел не состоит из дискретных элементов, он непрерывен, континуален. Приемнику адресуется последовательность в целом, а его реакция кумулятивна и совсем не похожа на параллельную декодировку сообщения. Пчела-отправитель должна совершить несколько циклов танца, прежде чем приемник, наблюдающий за темпом и направлением движений танца, отправится за взятком.

Следует особо подчеркнуть, что в отличие от уникального явления танцев пчел, секвенции коммуникативного поведения позвоночных характеризуются во много раз меньшей стереотипностью слагающих их элементов, равно как и меньшей упорядоченностью чередования этих элементов внутри поведенческой цепи.

К проблеме эволюции коммуникативного поведения

В области изучения филогенеза сигнального поведения классическая этология обладает несомненным приоритетом, и здесь традиционные этологические взгляды имеют наибольшее хождение. Центральным их звеном является концепция ритуализации. Она неизбежно вытекает из представлений, что единицей коммуникации является демонстрация, причем коммуникативная ценность демонстрации – в ее броскости (заметности), стереотипности и дискретности. Коль скоро для осуществления эффективной коммуникации необходимы единицы с этими тремя свойствами, естественный отбор якобы будет способствовать выработке таких единиц. Первичным материалом для отбора служат недифференцированные, повседневные реакции, которые в ходе отбора постепенно преображаются и приобретают свойства социальных сигналов, де-

[5] Сейчас следует писать «была бы», если бы танец действительно был единицей коммуникации.

монстраций. Важное место в этой системе взглядов занимает, в частности, понятие «смещенного поведения». Первоначально смещенные реакции есть просто некие «сбои» в поведении, вызванные конфликтом мотиваций (см. выше), и внешне не соответствующие той цепи поведения, в которой они возникают. Впоследствии эти смещенные действия становятся маркерами данной ситуации, ритуализуются и становятся демонстрациями, на которых отныне и строится коммуникация (см. Панов, 1975: 35).

Эта концепция весьма привлекательна своей простотой и логичностью на уровне обыденного здравого смысла. В свое время она сыграла важную роль в систематизации поведенческих феноменов, и остается довольно популярной и сегодня. Однако приходится удивляться, что при той важности, которая придается этой концепции в филогенетических построениях, она не претерпела никакой теоретической эволюции за последние 30 лет. Лишь в последние годы в очень немногих работах делаются попытки строгого обсуждения самих предпосылок концепции (см. Schleidt, 1975), а предельно важный для верификации гипотезы вопрос о *механизмах* «отбора на ритуализацию» вообще не рассматривался сколько-нибудь подробно.

Между тем, состояние этих двух рядов аргументации далеко от идеала. Приведем лишь те возражения, которые лежат на поверхности. Во-первых, можно показать, что весьма эффективная коммуникация возможна на базе сигналов настолько не броских и не дифференцированных, что наблюдатель просто не в состоянии их обнаружить. Так, в замечательных опытах Мензеля (Menzel, 1971) было показано, что шимпанзе могут обмениваться сообщениями о качестве и количестве объектов внешней среды, не прибегая к помощи сколько-нибудь дифференцированных сигналов. Тот факт, что популяции, первоначально не обладавшие ритуалами, не вымерли и дали начало популяциям с развитыми ритуалами, также показывает, что эффективная коммуникация возможна и не на ритуальной основе.

В основу программной статьи Мойнайна (Moynihan, 1970) положен вопрос о количестве демонстраций у разных видов и о преобразовании этого показателя в эволюции за счет процессов ритуализации и «деритуализации». В статье игнорируется иерархичность структуры коммуникативного сигнала. Слабость исходных положений автора легко показать на примере его рассуждений об акустической сигнализации. Он считает, что акустика могла возникнуть лишь на базе общения (?), и «…все акустические сигналы должны быть демонстрациями». Общее число демонстрации (визуальных, акустических и пр.) у каждого вида позвоночных колеблется, по Мойнайну, от 15 до 35. Можно заключить, что среднее число акустических демонстраций вида меньше 35. Так ли это? Все зависит от того, что автор понимает под «акустической демонстрацией», а он этого вопроса не касается. Самый поверхностный просмотр литературы свидетельствует об огромном разнообразии акустического репертуара многих видов птиц. Короткая запись песни черной каменки включает 53 дискретных варианта, о стереотипности которых свидетельствует факт их точного повторного воспроизведения. Коль скоро все эти варианты дискретны, стереотипны и «броски», они все должны быть «демонстрациями» в трактовке Мойнайна. Но тогда общее число «демонстраций» вида по крайней мере вдвое превосходит постулированный верхний предел. Если же взять более интегральные комплексы, то их у каменки всего 3-4 (тип извещающей песни, «брачно-агрессивной» песни, подпесни), причем они уже не дискретны, ибо между ними существуют все стадии переходов. В этом случае общее число акустических демонстраций вида заведомо меньше 15. Таким образом, никакой подсчет «числа» демонстраций не может быть произведен даже в рамках самой наивной типологии, если не введены условия о выборе ранга сигналов.

Еще безнадежнее дело с выделением и подсчетом визуальных «демонстраций», где в связи с трудностями выделения рангов и при полном небрежении этой процедурой царит невообразимый произвол. Так, Тинберген (Tinbergen, 1975) считает, что у чаек

существует 8 «основных» визуальных демонстраций, а Фьолдза (Fjeldsa, 1973) выделяет для поганки *Podiceps auritus* свыше 50. И дело не в том, что эти виды принципиально разнятся по характеру коммуникации, а в том, что исследователи руководствуются при выделении единиц разными принципами, суть которых никто из них не оговаривает.

Наивная типологическая позиция Мойнайна естественно укладывается в рамки традиционных представлений и даже может выглядеть в этом плане как некий шаг вперед (см. Wilson, 1975). Между тем, не вызывает сомнения, что здесь мы наблюдаем движение по заведомо ложному пути.

Что можно сказать в отношении гипотетических механизмов отбора на ритуализацию? Очевидно, коммуникативная система не есть механическая сумма неких дискретных единиц, и в силу этого материалом для отбора будет служить система в целом, а не искусственно вырванные из нее «демонстрации». Те единицы, которые так или иначе подпадают под определение классической демонстрации, почти никогда не выступают как изолированные действия, а обычно объединены в более или менее организованные комплексы. Так что в лучшем случае отбору должны подвергаться такие комплексы. Но при этом часто далеко не очевидно, как может происходить элиминация «худших» вариантов. В частности, неясны механизмы ритуализации эпигамического (предкопуляционного) поведения у птиц. Известно, что у моногамных видов птиц однажды образовавшаяся пара (даже гибридная) почти никогда не распадается до конца сезона размножения. Это значит, что даже постулировав существование полового отбора, трудно приписать его действию какие-либо эволюционные изменения в эпигамическом поведении. Гораздо вероятнее предположить, что половому отбору подвержена категория гамосематического поведения (в целом, а не каждая гамосематическая «демонстрация» в отдельности), и что последующие видоизменения в эпигамическом поведении происходят на базе коррелятивных преобразований всей системы сексуального поведения.

Подобным же образом нетрудно логически представить себе эволюцию территориальных отношений, но не антагонистических демонстраций. Преобразование последних в филогенезе, вероятно, должно выступать скорее как побочный эффект эволюции всей системы пространственных взаимоотношений между особями.

Исходя из гипотезы, что характер сигнального поведения может определяться интенсивностью недифференцированного эмоционального возбуждения, можно выдвинуть дополнительные соображения о путях эволюции коммуникативных систем. Если броскость сигнала зависит от степени возбуждения, так что эти два показателя связаны прямой корреляцией, то для вида с более высоким уровнем общей эмоциональности и с более низкими порогами социальных реакций будут характерны и более интенсивные, более броские формы сигнального поведения, т.е. его коммуникативная система будет выглядеть более «экстравагантной». Однако совсем не обязательно, чтобы этот результат был достигнут через процесс ритуализации. Он может быть следствием отбора на высокую эмоциональность, необходимость которой вызвана к жизни адаптивными преобразованиями всей системы социальных взаимоотношений в целом. Таким образом, мы приходим к выводу, что классический процесс ритуализации постулирован без достаточных оснований, и эта концепция нуждается по крайней мере в тщательном критическом анализе. Она типологична по самой своей сути и находится в противоречии с современными взглядами на коммуникацию, как на процесс сугубо стохастический.

Литература

Гальперин И.Р. 1974. Информативность единиц языка. М.: Высшая школа. 174 с.
Миллер Дж., Галантер Е., Прибрам К. 1965. Планы и структура поведения. М.: Прогресс. 237с.
Панов Е.Н. 1975. Этология – ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М.: Знание. 64 с.

Степанов Ю.С. 1971. Семиотика. М.: Наука. 166 с.
Хайнд Р., 1975. Поведение животных. М.: Мир. 855 с.
Barlow G.W. 1968. Ethological units of behavior. Pp. 217-232 in: Central nervous system and fish behavior (ed. D. Ingle). Chicago Univ. Press.
Blurton-Jones N.G. 1968. Observations and experiments on causation of threat displays in the great tit (*Parus major*). Animal. Behav. Monogr. 1: 75-158.
Chevalier-Skolnikoff S. 1974. The ontogeny of communication in the stumptail macaque (*Macaca arctoides*). Contribs Primatol. 2(9): 1-174.
Dingle H. 1972. Agressive behavior in stomatopods and the use of information theory in the analysis of animal communication. Pp. 126-156 in: Behavior of marine animals (ed. H.E. Winn). B.L. Olla. N. Y.
Fentress J.C. 1972. Development and patterning of movement sequences in inbred mice. Pp. 83-132 in: Biology of behavior (ed J.A. Kiger). Oregon State. Univ. Press..
Fjeldsa J. 1973. Antagonistic and heterosexual behaviour of the horned grebe. *Podiceps auritus*. Sterna 12(3): 161-217.
Frisch K. von. 1975. Dialects in the language of bees. Pp. 303-307 in: Animal Behavior, (ed. T. Eisner. E.O. Wilson). San Francisco.
Goldani I., Mendelsson H. 1971. Sequences of pre-copulatory behaviour of the jackal (*Cants aureus* L.). Behaviour 38: 169-192.
Halliday T.R. 1975. An observational and experimental study of sexual behaviour of the smooth newt *Triturus vulgaris* (Amphibia. Salamandridae). Anim. Behav. 23(2) 291-322.
Hazlett B.A., Estabrook G.F. 1974*a*. Examination of agonistic behavior by character analysis. I. The spider crab *Microphytes bicornutus*. Behaviour 48(1-2): 131-144.
Hazlett B.A., Estabrook G.F. 1974*б*. Examination of agonistic behavior by character analysis. II. Hermit crabs. Behaviour 49(1-2): 88-110.
Huxley J.S. 1938. Threat and warning coloration in birds, with a general discussion of the biological function of colour. Pp. 430-455 in: Proc. 8th Ornithol. Congr. Oxf.
Kitchen D.W., Bromley P.T. 1974. Agonistic behavior of territorial prongorn buck. IUCN Publ., New ser., 21(1): 365-381.
Lemon R., Chatfield C. 1971. Organisation of song in cardinals. Anim. Behav. 19: 1-17.
Lincoln G.A., Guinness F., Short R.V. 1972. The way in which testosteron controls the social and sexual behavior of the red deer stag (*Cervus elaphus*). Hormones and Behavior 3(4): 375-396.
Lorenz K. 1958. The evolution of behavior. Sci. Amer. 199: 67-78.
Menzel E.W., jr. 1971. Communication about environment in a group of young chimpanzees. Fol. Primatol. 15(3-4): 220-232.
Moynihan M. 1970. Control, suppression, decay and replacement of displays. J. Theor. Biol. 29(1): 85-112.
Nelson K. 1964. The temporal pattern of courtship behaviour in the glandulocaudine fishes (Ostariophysi, Characidae). Behaviour 24: 90-146.
Pool I.S. 1961. Trends in content analysis today: a summary. Pp. 300-330 in: Psycholinguistics. A book of reading (ed. S. Saporta). N.Y.
Rubinstein D.I., Hazlett B.A. 1974. Examination of agonistic behavior of the crayfish *Orconectes virilis* by character analysis. Behavior 50(3-4): 193-216.
Schleidt W.M. 1974. How «fixed» is the fixed action pattern? Z. Tierpsychol. 36(1-5): 184-211.
Sladen W.J.L. 1969. Animal communication. Pp. 247-263 in: Biology of populations (ed. B.K. Sladen, F.B. Bang). N.Y.
Slater P.J.B., Ollason J.C. 1972. The temporal pattern of behaviour in isolated male zebra finches: transition analysis. Behaviour 42(3-4): 248-269.
Slater P.J.B. 1973. Describing sequences of behavior. Pp. 131-153 in: Perspectives in ethology (ed. P.P.G. Bateson, P.H. Klopfer). N.Y.- London.
Smith W.J. 1969*a*. Displays of *Sayornis phoebe* (Aves, Tyrannidae). Behaviour 33(3-4): 283-322.
Smith W.J. 1969*б*. Messages in vertebrate communication. Science 165: 145-150.
Steinberg J.B., Conant R.C. 1974. An information analysis of intermale behaviour of the grasshoper *Chortophaga viridifasciata*. Anim. Behav. 22(3): 617-627.
Tinbergen N. 1942. An objectivistic study of the innate behaviour of animals. Bibl. Biotheor. 1: 39-98
Tinbergen N. 1960. The evolution of behavior in gulls. Pp. 129-138 in: Animal behavior (ed. T. Eisner, E.O. Wilson). San Francisco.

8. «Когнитивная революция» в изучении поведения животных: отказ от правила Ллойда Моргана[1]

В 1996 году исследователь из отделения психологии Оклендского университета (Новая Зеландия) Гавин Хант опубликовал статью «Изготовление и использование орудий новокаледонской вороной». Ее появление совпало с началом в поведенческих науках процесса, который принято именовать сегодня «когнитивной революцией». Само открытие факта изготовления орудий птицами во многом способствовало тому обстоятельству, что изучение когнитивных способностей животных начало развиваться с необычайной быстротой. О том, насколько сегодня популярна тема удивительных способностей этих пернатых, свидетельствует следующий факт. Когда 6 февраля 2011 года (спустя 15 лет после открытия Ханта) я набрал в Google название его статьи, за 0,06 *с* ответом стали «примерно 38 800 результатов».

Каким бы значительным и необычным ни было явление, описанное Хантом, подобная лавина публикаций с очевидностью указывает на то, что наряду с серьезным научным интересом к нему сравнительно немногих специалистов по поведению животных, здесь немалую роль играют также средства массовой информации и торопливые популяризаторы. Это последнее обстоятельство ведет к тому, что факт, не получивший еще адекватного научного объяснения, оказывается в центре околонаучной шумихи.

Именно на волне подобной сенсационности рождались хорошо известные научные мифы, соответствие которых реальности рано или поздно оказывалось полностью опровергнутым. Это случилось и со знаменитой легендой К. Фриша о «языке» пчел, и с вымыслами Дж. Лилли о языке дельфинов.

Но основная беда в том, что сами ученые-специалисты на волне столь мощного всеобщего энтузиазма склонны утрачивать необходимый им здоровый скептицизм, и стремятся опередить друг друга, предлагая наперебой скороспелые и малоправдоподобные гипотезы. Именно такого рода поспешность приводит к длительному господству в науке наскоро принятых неадекватных гипотез, которые с течение времени становятся все более и более резистентными к попыткам их опровергнуть.

Так, Н.Дж. Эмери из отдела зоологии Кембриджского университета озаглавил свою статью следующим образом: «Являются ли врановые птицы «оперенными человекообразными обезьянами»? (1960 ответов из Google за 0,2 *с*). Вопрос не только задан, но и ответ на него дан, в общем, положительный. Идея этого автора сводится к следующему. Приравнивая ментальные возможности новокаледонской вороны, к тому, что известно для шимпанзе, Эмери полагает, что общее в их поведении есть результат конвергентной эволюции. В пользу этого предположения он приводит данные, опять же гипотетические, о примерно одинаковом эволюционном возрасте антропоидов и воробьинообразных птиц (куда относятся врановые) – соответственно, около 40 и 37,5 миллионов лет[2].

Эту мысль подхватывает В. Фитч. Он в своей книге «Эволюция языка» пишет: «Уверенность в несомненном первенство шимпанзе как животного, наиболее искусного в использовании орудий[3], была недавно поставлена под сомнение в результате открытия способности к подобному поведению у одного из видов птиц, именно, у новокаледонской вороны». И далее: «Совершенно очевидно, что все эти способности развились у

---

[1] Этология и зоопсихология 2011, № 2(4) http://www.etholpsy.ru/

[2] Если в этом содержится намек на сходные темпы эволюции умственных способностей млекопитающих и птиц, то ценность этого аргумента может быть поставлена под сомнение.

[3] Шимпанзе – единственный вид человекообразных обезьян, которому свойственно изготовление и использование орудий (см., в частности, Панов, 2008).

новокаледонской вороны независимо от того, что мы видим у человекообразных обезьян, по типу конвергенции» (Finch, 2010: 155).

Вероятно, прежде чем выдвигать гипотезу конвергентного развития способностей к изготовлению орудий у шимпанзе и новокаледонской вороны, стоило бы для начала убедиться в том, что это явления одного порядка. Если не придерживаться этой стратегии, то легко будет уподобить друг другу явления, внешне сходные, но принципиально различные по своей сути. Никто ведь не считает, что возведение людьми небоскребов развилось конвергентно со строительством термитами их грандиозных жилищ. По этому поводу Л.А. Блюфф и его коллеги из Оксфордского университета пишут: «Мы придерживаемся Правила Моргана[4] и, разумеется, не будем утверждать, что если Бетти[5] ведет себя подобно человеку, она делает это на той же самой концептуальной основе (аргумент по аналогии)» (Bluff et. al., 2007: 20).

Коренные различия между сущностью орудийной деятельности у шимпанзе и новокаледонской вороны

Шимпанзе *Pan troglodytes*. Орудийная деятельность шимпанзе в естественных условиях их обитания изучена в мельчайших деталях (обзор см. Панов, 2008). Прежде чем индивид начинает пользоваться инструментами для ужения насекомых или камнями для разбивания орехов, он проходит длительный путь манипулирования с такого рода предметами и учится их употреблению у взрослых особей. По мнению В. МакГру (McGrew, 1993), всему этому юный шимпанзе научается от матери на протяжении первых 8 лет жизни.

Если говорить о процессе обучения молодняка использованию камней для разбивания орехов, то он включает в себя три категории действий со стороны матери. Это, во-первых, *стимуляция* правильных поступков детеныша. Самка может стимулировать их, оставляя либо молоток, либо найденный ею орех на «наковальне» или рядом с ней. Во-вторых, отпрыску предоставляется помощь со стороны матери (*облегчение*, по терминологии МакГру). Самка нередко снабжает детеныша молотком оптимальной формы и достаточного веса (таким считается орудие, при помощи которого можно расколоть скорлупу очень твердого ореха менее чем 10 ударами). Другая форма содействия ученику состоит в том, что мать отдает ему часть орехов, найденных ее самой. В одном из эпизодов, свидетелем которых был МакГру, 43 из 47 орехов, расколотых юным самцом шимпанзе, он получил от матери.

Эта вторая форма содействия отпрыску дополняет первую (стимуляцию) по мере того, как детеныш растет и набирается собственного жизненного опыта. Только стимуляцию приходится наблюдать в парах самка-детеныш, пока он еще не достиг годовалого возраста. Но много чаще матери стимулирует трех- и четырехлетних детенышей. Прямую же помощь самки постоянно оказывают своим более старшим отпрыскам, находящимся в возрасте от 4 до 8 лет. Что касается третьей категории поощрения развитию навыков, их можно истолковать как попытки взрослого животного *на собственном примере научить* партнера правильным действиям. Такое поведение наблюдали в природе лишь считанное количество раз.

---

[4] Ллойд Морган (1852–1936) – один из пионеров в исследованиях поведения животных. Выдвинутое им правило (Lloyd Morgan's Canon) гласит: «Не следует интерпретировать действие животного как результат проявления высоких психических способностей, если оно может быть легко объяснено как проявление способностей, отвечающих более низкому уровню развития психики».

[5] Имя одной из новокаледонских ворон, выращенных в лаборатории.

Из сказанного вполне очевидна роль культурной преемственности в становлении и развитии орудийной деятельности шимпанзе. Тот факт, что мы имеем здесь дело с культурными традициями, которые требуют для своего поддержания приобретения соответствующих навыков молодняком каждого нового поколения, подтверждается существованием локальных особенностей использования орудий в разных популяциях шимпанзе.

Те или иные способы регулярного использования орудий зафиксированы во всех 34 хорошо изученных популяциях шимпанзе по всему ареалу вида. Однако, насколько известно сегодня, не все эти формы поведения присутствуют в каждой данной популяции. Например, разбивание орехов удалось наблюдать только в 5 популяциях, приуроченных лишь к одному региону. Это крайне западная часть Экваториальной Африки (Гвинея, Либерия, Берег Слоновой Кости и Гана), где распространен подвид *Pan troglodytes verus*.

Кроме того, оказалось, что в разных популяциях шимпанзе используют неодинаковые способы для достижения одних и тех же целей. Так, ужение термитов зоологи наблюдали в 10 разных популяциях, относящихся ко всем трем подвидам обыкновенного шимпанзе. Но лишь в отношении особей, населяющих Лес Ндоки в Конго, с полной достоверностью доказано, что они используют при охоте на этих насекомых не один инструмент, а два в определенной последовательности. Поскольку и материалы, из которых изготовляются эти орудия, и способы их обработки совершенствовались обезьянами на протяжении жизни многих их поколений, то и сучки для протыкания стенки термитника, и сами «удочки» выглядят весьма стандартизованными (рис. 1).

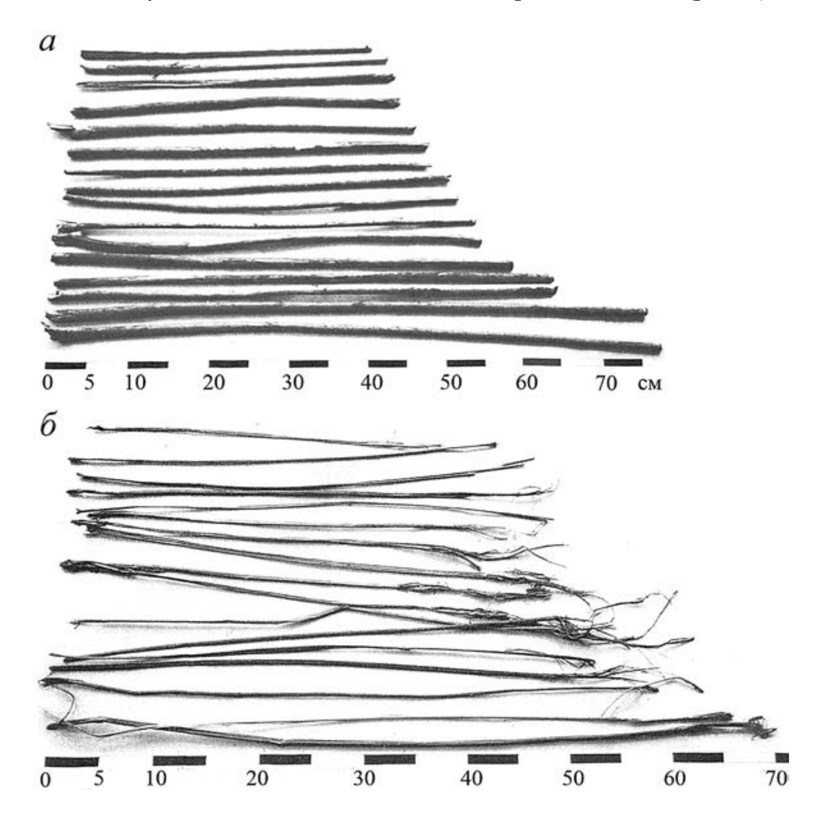


Рис. 1. Инструменты для ужения термитов, используемые шимпанзе в Лесу Ндоки (Конго). *а* – пробойники, *б* – «удочки» (из: Suzuki et al., 1995).

Что касается традиций в навыке разбивания орехов тяжелыми предметами, то эти повадки не вполне одинаковы в разных участках западной Экваториальной Африки, где шимпанзе практикуют этот способ добывания корма. Например, в Гвинее они используют для разбивания орехов не только каменные «молотки», но и каменные «наковальни».

Поскольку в лесах Либерии и Берега Слоновой Кости камни находятся в явном дефиците, шимпанзе бесспорно дорожат такими орудиями. Обезьяна нередко транспортирует свою находку на расстояние более 100 м туда, где сконцентрированы древесные породы, дающие много орехов. Более того, когда группа взрослых шимпанзе бродит по лесу в поисках опавших орехов, каждый старается держать свое орудие при себе, чтобы оно не было утеряно или похищено. «Молотки» используются многократно, и животное хорошо помнит до пяти мест, в которых орудия были оставлены в предыдущие разы.

Подводя итог сказанному, еще раз следует подчеркнуть ведущую роль индивидуального научения навыкам использования орудий и их совершенствования представителями каждого очередного поколения шимпанзе (Biro et al., 2003; Bluff et. al., 2007). Другими словами, здесь перед нами очевидный пример того, что Л.В. Крушинский (1976) относил к категории «элементарной рассудочной деятельности», которая в данном случае уже не выглядит совершенно элементарной, но существенно приближается к способу действий человека разумного.

Новокаледонская ворона *Corvus moneduloides*. Нечто совершенно иное мы видим при анализе орудийной деятельности этих пернатых на стадии онтогенеза. Объектом исследований, которые будут рассмотрены далее, стали 4 особи, выращенные в лабораторных условиях. Три из них вылупились здесь же из искусственно инкубированных яиц, а четвертая была взята из гнезда на следующий день после вылупления.

В природе новокаледонские вороны используют две основные разновидности орудий. Это, во-первых, тонкие прутики, которые птица отламывает с веток деревьев и использует для добывания насекомых из щелей коры и пустот в толще дерева[6]. Орудия второго типа, служащие для той же цели, птицы изготовляют сами из фрагментов листьев пандануса. По форме они напоминают аккуратные плоские и длинные щепочки, нечто вроде лучины.

В возрасте 79 дней все четыре молодые вороны, выращенные в лаборатории, без помех доставали пищевые объекты из углублений, имитирующих естественные пустоты, с помощью прутиков. Все они делали это с первого раза совершенно одинаковым образом (Kenward et al., 2005: Bluff et al., 2007).

Возможность оперировать с листьями пандануса была впервые предоставлена двум юным воронам, когда им было 2 мес. Но они еще были недостаточно сильны, чтобы отрывать от них фрагменты для изготовления орудий. Поэтому только в возрасте 34 мес. удалось тестировать способности всех четырех особей. Для этого листья были подвешены в вольере, после чего все четыре птицы немедленно начали отрывать от них кусочки. Одна из них смогла смастерить функциональное орудие в этот же день (имеется фильм, документирующий ее поведение при этом). Более того, одна особь сразу же использовала инструмент по назначению.

---

6 Спонтанное использование орудий описано у дятлового вьюрка *Cactospiza pallida* (Tebbich et al., 2004), для которого оно столь же привычно, как и для каледонской вороны. Явление свойственно также стервятнику *Neophron percnopterus*, разбивающему камнями яйца страусов (Thouless et al., 1989), и гиацинтовому ара *Anodorhynchus hyacinthinus*, использующему древесные щепы в качестве клиньев для расщеплениея скорлупы орехов (Borsari, Ottoni, 2005).

Гипотезы относительно природы орудийной деятельности у новокаледонской вороны

Группа исследователей из Оксфорда, которой принадлежат эти наблюдения, выдвинула и проанализировала 4 такие гипотезы (см. Bluff et al., 2007).

Гипотеза 1. Орудийно-ориентированное поведение (ООП) может базироваться на комплексе генетически детерминированных механизмов, наподобие тех, что действуют в сфере «архитектуры» у животных (плетение паутины пауками, сооружение гнезд птицами и т.д).

Гипотеза 2. ООП может развиваться у особи в силу весьма продвинутых эволюционно способностей к умозаключениям, что проявляется в готовности индивида решать проблему типа «цели и средства» с помощью орудий (например, по принципу инсайта). Резкие отличия в поведении данного вида от прочих представителей семейства врановых объясняется уникальностью его местообитаний, где весьма специфический характер размещения корма благоприятствует совершенствованию такой способности.

Гипотеза 3. Молодая птица может обладать генетически детерминированной тенденцией к манипулированию объектами. Начальные этапы такого манипулирования, не имеющего организованного характера, постепенно преобразуются в адекватное использование предметов в определенных целях. То есть, у новокаледонские вороны наследуется не умение использовать орудия, но предрасположенность к манипулированию как таковому.

Гипотеза 4. ООП может передаваться от поколения к поколению за счет подражания молодых особей поведению взрослых (как это происходит у шимпанзе). Недостатком этой гипотезы является то, что она не может дать ответа на вопрос, а как же ООП возникло в популяции ворон *впервые* в качестве адаптивной стратегии[7].

Впрочем, как пишут авторы проведенного исследования, наблюдения за поведением птиц, выращенных в изоляции от прочих особей данного вида, владеющих навыками изготовления и использования орудий, заставляет сразу же отвергнуть гипотезу 4, по крайней мере в ее сильной версии. Как указывают исследователи, описанные выше опыты и те, что были поставлены ими позже[8], говорят об отсутствии для молодых особей необходимости в имитации действий старших. Они спонтанно отрывают от листьев пандануса фрагменты той формы, которые требуются для изготовления орудий и таким образом, не являются продолжателями неких культурных традиций. Следует заметить, что существует также иная точка зрения на этот аспект проблемы (Holzhaider et al. 2010). К этому вопросу я вернусь в заключительной части статьи.

То же самое можно сказать в отношении гипотезы 2. Как пишут авторы исследования, «Несмотря на то, что действия птиц вызывают удивление, они не могут служить доказательством того, что виду свойственно понимание физической причинности. Здесь нельзя исключить объяснений, основанных на допущениях о генетической предрасположенности, ассоциативного научения и генерализации» (Bluff et al., 2007:1). Но окончательные выводы,– пишут авторы,– могут быть сделаны лишь по результатам последующих исследований. После того, как наблюдения были продолжены тем же коллективом авторов в природе, они пришли к следующему заключению: «Полученные материалы подтверждают нашу точку зрения, согласно которой адаптация к использованию

---

[7] Это стандартный камень преткновения теории естественного отбора. Речь идет о трудностях в объяснении прогрессивного развития сложных биологических систем, в том числе и высоко дифференцированных программ поведения. Сам Дарвин прекрасно понимал, что такого рода структуры способствуют выживанию только после того, как они достаточно полно «укомплектованы». Только после этого возможно их «улучшение» путем постепенного накопления частных изменений.

[8] Когда молодые вороны были в возрасте 6–7 мес.

орудий (у данного вида) могла идти скорее по линии эволюционных новообразований в сфере мотивационных механизмов, нежели за счет повышения общего уровня интеллекта» (Bluff et al., 2010: 1384).

В первой статье группы оксфордских исследователей (Bluff et al., 2007:1) они предлагают в качестве концептуальной модели, которая могла бы объяснить сущность ООП, некий аналог той, которая существует в отношении песен птиц. Особь обладает генетически детерминированной предрасположенностью к формированию соответствующего поведения, но дальнейшая его судьба (становление либо угасание в зачатке) определяется научением, в том числе и за счет стимулов, поступающих из социального окружения.

На мой взгляд, при выборе такой модели имеет смысл использовать более близкие аналогии между ООП новокаледонской вороны и хорошо изученными формами поведения некоторых видов птиц. Они касаются моторных навыков, как и те, что проявляются в ООП, что в фунциональном отношении достаточно далеко от акустического поведения пернатых. Речь идет о поведении, связанном с запасанием и обработкой кормовых объектов у сорокопутов рода *Lanius*.

Онтогенез фиксации добычи у сорокопутов

Выбор этой формы поведения в качестве аналога, хотя и отдаленного, того, что мы видим у новокаледонской вороной, обусловлен двумя важными обстоятельствами. Во-первых, накалывание сорокопутами их жертв на шипы, как и заклинивание добычи в развилках ветвей признаны в качестве некой формы орудийной деятельности в новейшей классификации этого феномена (Bentley-Condit, Smith, 2010). Во-вторых, недавние сравнительные исследования поведения врановых указывают на возможность эволюционной преемственности между запасанием ими корма, как начальной стадии и ООП у новокаледонской вороны, как производной от нее (Bluff et al., 2007: 21, 2010: 1384).

Приведенные ниже материалы я рассматриваю как напоминание о методах исследований в классической этологии и на последующих этапах ее развития и о непреходящей ценности полученных там результатов. Все это кажется забытым и выброшенным из процесса адекватного изучения поведения животных, о чем свидетельствует, в частности, «программная» статья Бирна и Бейтс (Byrne, Bates, 2006)[9]. В этом разделе речь пойдет об относительной роли явления, именуемого «созреванием инстинкта», с одной стороны, и научения, с другой. Последнее приводит генетически детерминированные зачатки конкретной формы поведения в функциональное состояние.

Хотя среди певчих Воробьинообразных есть немало таких, которые при случае поймают и съедят миниатюрную ящерицу (таковы, в частности, многие дроздовые Turdidae), регулярное использование в пищу мелких позвоночных характерно в этом отряде птиц преимущественно для сорокопутов. Они не только ловят животных, сопоставимых по размеру с охотником, но и запасают добычу впрок в специальных «кладовых». Здесь трупы жертв закрепляются на сучках, колючках либо в развилках ветвей, где и ожидают своей очереди быть съеденными.

Анализ содержимого таких кладовых дает орнитологам богатую информацию о спектре питания того или иного вида сорокопутов (см. Cade, 1967). Помимо крупных насекомых, которых южноафриканский сорокопут-прокурор *L. collaris* накалывает на колючки алоэ *Aloe marlothii*, в его кладовых присутствуют останки небольших змей и хамелеонов, а также агам длиной до 18 см. Здесь же находили трупы около десятка

[9] Эти авторы ломятся в открытую дверь, противопоставляя рекламируемому им «когнитивному» подходу тот, что предлагается школой американского бихевиоризма. Об этологии вообще не упоминается, и создается впечатление, что эти психологи вообще ничего не знают о ее существовании.

разных видов птиц – преимущественно величиной с воробья, но иногда и столь крупных, как малая горлица *Streptopelia senegalensis*. Среди запасов одной из кладовых был обнаружен птенец цесарки *Numida meleagris* весом 30 г, а в другой – летучая мышь *Pipistrellus kuhli*. Не менее разнообразен спектр жертв другого африканского вида – белобрового сорокопута *L. mackinnoni*, запасаемых впрок на колючках дерева *Citrus* sp. (Farkas, 1962; Fry et al., 2000).

Онтогенез хищнического поведения сорокопутов

Способ умерщвления сорокопутами жертв, относящихся к числу позвоночных, можно считать стереотипным. Из тех 68 случаев, когда удалось зафиксировать характер ранений мелких млекопитающих в момент поимки их серым сорокопутом, у 67 жертв оказались поврежденными шейные позвонки и лишь в одном случае грудные[10] (Cade, 1967). Этот автор проделал ряд экспериментов с ручными сорокопутами, целью которых было показать, что особая важная роль в тактике умерщвления позвоночных принадлежит предвершинному зубцу на надклювье. Опыты со спиливанием этого зубца, однако, не подтвердили явным образом предположения, что его присутствие усиливает эффективность укуса. Было лишь показано, что при наличии зубца края отверстия раны оказываются не столь рваными, как при его отсутствии, а нервный тяж виден из-под сломанных позвонков. Хотя он ни разу не был порван, отмечено, что крыса массой 50–70 г после многочисленных укусов сорокопутом (21–71, в среднем 43) теряет контроль над локомоцией еще до момента гибели.

В исследовании Басби (Busbee, 1976) было показано, что становление стереотипа умерщвления мелких позвоночных в постнатальном онтогенезе большеголового сороко-

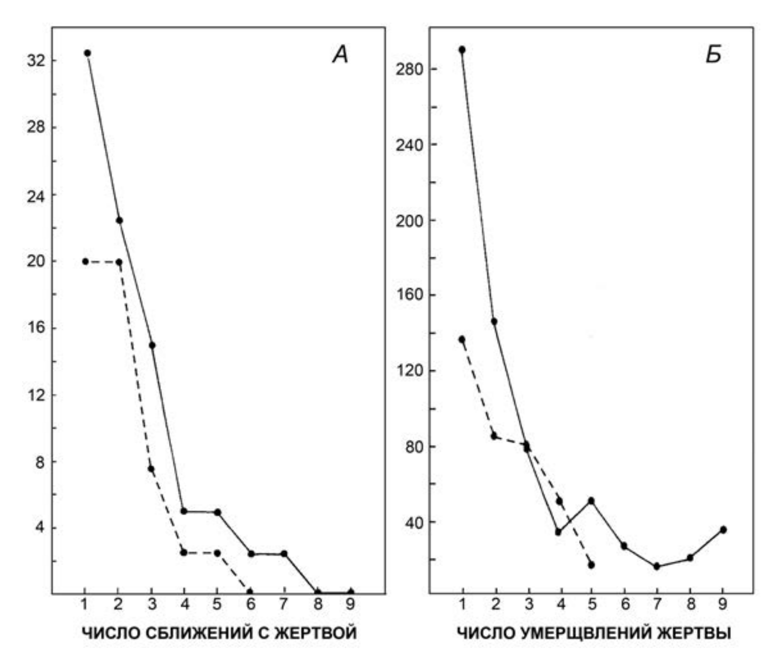


Рис. 2. Уменьшение среднего времени, затрачиваемого сорокопутом на сближение с жертвой (*А*) и на ее умерщвление (*Б*). Сплошная линия – «ранняя» группа, пунктирная – «поздняя» группа. Из: Busbee, 1976.

[10] Еще в 44 случаях внешние повреждения отсутствовали, а в 26 их можно было приписать манипулированию сорокопута с уже умерщвленной жертвой.

пута *L. ludovicianus* проходит две стадии. Первая обязана тому явлению, которое относится к категории созревания инстинкта (maturation). Вторая фаза требует совершенствования навыка на основе индивидуального опыта. В этом отношении хищничество сорокопутов на позвоночных заметно отличается от использования в пищу беспозвоночных.

По данным цитированного автора, молодые сорокопуты, взятые из гнезд и выращенные в неволе, не делают попыток схватить живого или обездвиженного мучного червя (съедобность которых они четко осознают) прежде чем достигнут возраста около 25 дней (18 дней по данным Smith, 1973*б*, 30 дней по: Miller, 1931).

В опытах Басби одной группе юных сорокопутов (12 особей) предоставили возможность нападения на живых сверчков и лабораторных мышей с 25-дневного возраста («ранняя» группа), другим 5 особям – только с 50-дневного возраста («поздняя» группа). Навык эффективного схватывания сверчка у особей обеих групп формируется в течение трех дней. Для этого достаточно предъявления одного насекомого в каждый из этих дней.

По иному обстоит дело с охотой на мышей. В то время как особи из каждой группы схватывали сверчка при самом первом его предъявлении (хотя и со значительной потерей времени), ни один сорокопут не смог убить мышь при первой встрече с ней. Неудачи были обусловлены длительностью латентного периода (рис. 2), попытками схватить жертву лапами[11], или же клювом за хвост. Птицам «ранней группы» потребовалось более двух недель для приобретения навыка эффективного умерщвления мыши. Средний возраст птиц, при котором наблюдали их первую удачную охоту, составил в этой группе 41 день. У птиц «поздней группы» становление навыка происходило быстрее, потребовав в среднем 3.4 предъявлений мыши, однократно в последовательные дни. Отсутствие резких различий между группами в скорости формирования навыка указывает на базовую роль созревания инстинкта, модифицируемого затем индивидуальным опытом.

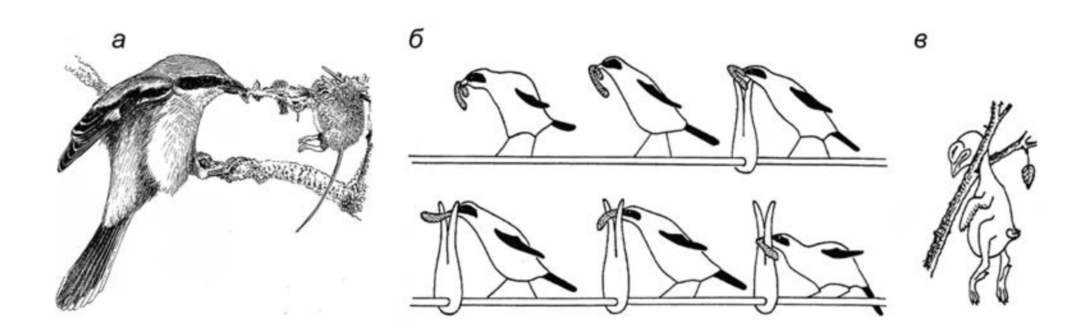


Рис. 3. Два способа фиксации трупов жертв сорокопутами.
а – разделывание наколотой добычи серым сорокопутом *Lanius excubitor* (рисунок F. Weik по фотографии G. Ziesler в: Glutz von Blotzgeim, Bauer, 1993); *б* – заклинивание добычи юным большеголовым сорокопутом *L. ludovicianus* в экспериментах Веммера (Wemmer, 1969); *в* – птенец овсянки, зафиксированный на субстрате сибирским жуланом *L. cristatus* (с наброска автора).

[11] В моменты нерешительности перед нападением на жертву сорокопуты проделывали движения, характерные для сигнальных поз (распускание крыльев, трепетание ими, разворачивание рулевых веером). При попытке схватить мышь за хвост хищник мог быть укушен за ногу.

Закрепление добычи на субстрате

Оба способа фиксации жертв на субстрате (накалывание и заклинивание – рис. 3) могут выполнять две разные, хотя и взаимнодополнительные функции. Это, во-первых, фиксация добычи для ее более эффективного поедания и, во-вторых – запасание корма впрок.

Эти две функции тесно взаимосвязаны в жизни серого сорокопута *L. excubitor* и других крупных видов р. *Lanius*. По-иному обстоит дело у видов с небольшими размерами особей, например, у европейского жулана *L. collurio*. Позвоночные составляют, как правило, лишь незначительную часть рациона этого вида, поэтому главную роль здесь играет запасание корма впрок в так называемых кладовых. Попытки количественно оценить частоту этого явления наводят на мысль, что оно может реально повышать устойчивость кормовой базы отдельной особи либо целой семьи. У некоторых видов добычу в кладовых запасают только (или преимущественно) взрослые самцы, у других – особи обоих полов.

Онтогенез поведения, направленного на фиксацию добычи

Приверженность к тому или иному из двух названных способов фиксации добычи оказывается признаком в известной мере видоспецифичным. Это показано в опытах по выращиванию птенцов в разных экспериментальных условиях.

У всех 4 видов сорокопутов, изученных в этом плане, зачатки интересующего нас поведения проявляются у молодняка очень рано – примерно через неделю после вылета из гнезда, т.е. в возрасте немногим более 20 дней. Первым его признаком служит наклон вперед, головой к присаде, с попыткой уложить вдоль нее удерживаемый в клюве объект (укладывание объекта на субстрат – см. рис. 4). Первоначально такие объекты могут быть несъедобными – например, травинка или кусочек коры. Такое поведение

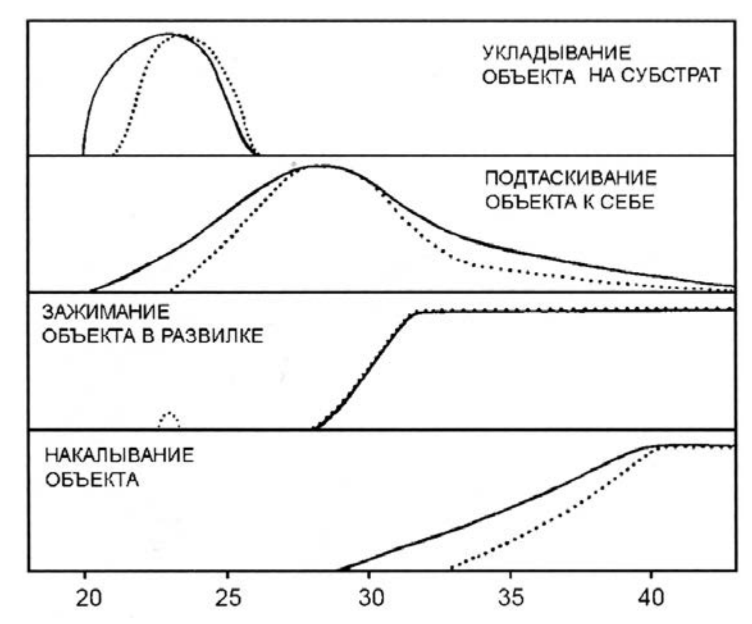


Рис. 4. Динамика становления реакции закрепления добычи у юных большеголовых сорокопутов *L. ludovicianus* в постнатальном онтогенезе. По оси абсцисс – возраст в днях. Сплошной линией показано развитие поведения в эксперименте, пунктирной – в природе. Из: Smith, 1972.

дополняется в течение двух-трех дней еще одним элементом – подтягиванием объекта на себя. Эти движения могут привести к закреплению добычи лишь в том случае, если они воспроизводятся в направлении конкретной физической структуры: либо острого выступа (наклонный сучок, колючка), либо узкой развилки ветви. В первом случае результатом будет накалывание добычи, во втором – ее заклинивание.

Оказалось, что у европейского жулана и красноголового сорокопута *L. senat*or как движение потягивания, так и ориентация притягиваемого объекта по направлению к «колючке» запрограммированы генетически. Иными словами, для успешного накалывания не требуется индивидуального опыта. Что касается заклинивания, то ему юный сорокопут должен обучиться методом проб и ошибок. Такое обучение доступно особям каждого из рассматриваемых видов. Однако при прочих равных условиях красноголовые сорокопуты в дальнейшем пользуются методом заклинивания много охотнее, чем накалыванием. Прямо противоположным образом действуют обыкновенные жуланы, которые определенно предпочитают накалывание заклиниванию (Lorenz, von Saint Paul, 1968).

В отношении серого сорокопута те же авторы показали, что особи этого вида имеют врожденную способность опознавать развилки, так что адекватная реакция заклинивания не требует обучения путем проб и ошибок. Но такое обучение необходимо молодняку этого вида для опознавания колючек как подходящего субстрата для фиксации добычи.

Оба способа фиксации добычи присутствуют в поведенческом репертуаре большеголового сорокопута *L. ludovicianus*. Веммер (Wemmer, 1969) детально изучил развитие этих форм поведения в онтогенезе особей данного вида, использовав для этого 7 птенцов, взятых из гнезд. Первые успешные попытки фиксации кусочка мяса наблюдали у 6 особей в возрасте 32–36 дней, а у одной – только на 80-й день. При самом первом успешном действии движение потягивания уже закрепленного кусочка мяса на себя мало интенсивно, но сразу вслед за этим усилие становится весьма значительным. За две трети секунды птица развивает силу, позволяющую поднять груз весом 50 г на высоту 7 см (474.9 эрг или 6.4×10^{-5} лошадиных сил).

Каждому молодому сорокопуту был предоставлен лишь какой-нибудь один тип фиксирующей структуры (вертикальный гвоздь длинный или короткий; гвоздь, торчащий под очень острым углом к жердочке; деревянные развилки разной глубины). В дальнейшем каждой птице предлагали на выбор полный набор таких фиксирующих структур. Оказалось, что 6 из 7 особей отдавали предпочтение той из них, с которой птице пришлось иметь дело в раннем возрасте. Таким образом, стремление зафиксировать добычу тем или иным способом оказывается у этого вида врожденным, тогда как правильный выбор подходящей фиксирующей структуры (колючка, развилка и т.д.) требует индивидуального опыта, приобретаемого по способу проб и ошибок. Веммер также показал экспериментально, что запасать мясо впрок сорокопуты начинают лишь в периоды увеличения чувства голода.

Прекрасное исследование Смит (Smith, 1972) во многом дополнило развитые Веммером представления об онтогенезе интересующего нас поведения у большеголового сорокопута. Ее полевые наблюдения показали, что у данного вида птенцы *определенно не научаются фиксировать добычу, перенимая опыт своих родителей*. Невозможность обучения посредством наблюдения адекватных действий других особей (observational learning) было доказано и в экспериментах. Птенцы, взятые из гнезд и выращиваемые в вольерах, где полностью отсутствовали сучковатые и вильчатые присады, оказались неспособными фиксировать добычу тем или иным способом, когда в возрасте 75 дней им был предоставлен подходящий для этого субстрат (ветки с колючками). Эта неспособность была одинаково присуща как особям, выращенным в визуальной изоляции, так и тем, которые могли видеть своих сверстников, уже научившихся фиксировать добычу.

Смит приходит к выводу, что в онтогенезе этих сорокопутов существует чувствительный период (как при импринтинге), приуроченный к возрасту от 20 до примерно 70 дней после вылупления из яйца. Если в это время птицы не имеют возможности реализовать инстинктивное стремление к фиксации добычи из-за отсутствия подходящего для этого субстрата, то для них приобретение способности закреплять жертву проблематично. Как было показано, эта способность вообще не приобретается в дальнейшем, если кормить птиц только насекомыми (крупными сверчками). Но если рацион состоит в основном из позвоночных (живые мыши), сорокопуты, подвергшиеся эксперименту, со временем научаются фиксировать такие объекты. У одной из трех птиц, выращенных в клетках с гладкими присадами и в условиях визульной изоляции, первую попытку наколоть мышь наблюдали в возрасте 121 дн., успешное заклинивание – на 126 день и успешное накалывание – на 129 день. У двух других особей, выращенных в тех же условиях, возраст приобретения соответствующих навыков составил 181–220 и 240–245 дн. В природе же молодые большеголовые сорокопуты способны заклинивать добычу уже в возрасте 23–30 дней и накалывать ее на 33–35-й дни

Как отмечает Басби (Busbee, 1976), у большеголового сорокопута становление навыка фиксации добычи происходит примерно в том же возрасте, когда молодняк становится способным охотиться на мелких позвоночных.

Межвидовые различия в способах фиксации добычи взрослыми особями

Все то, что известно сегодня по этому вопросу, указывает на неодинаковую частоту проявления данного поведения у разных видов. У некоторых из них оно проявляется крайне редко либо вообще не описано, по крайней мере в некоторых районах их распространения.

Например, у красноголового сорокопута фиксацию добычи считают малоупотребительной, хотя, как уже было сказано, она генетически запрограммирована у этого вида (проявляется у слетков в возрасте 25–33 дней). При поедании крупной добычи взрослые особи чаще удерживают ее одной лапой (84% случаев) и лишь изредка (16%) фиксируют на субстрате. Что же касается чернолобого сорокопута *L. minor*, то у него накалывание добычи наблюдали лишь в считанных случаях, но лишь до тех пор, пока явление не было подвергнуто многолетнему анализу в полевых экспериментах (Valera et al., 2001)[12].

---

[12] Из 125 пар, находившихся под наблюдением, только одна обладала кладовой, которая регулярно использовалась на протяжении 22 дней. Еще у 4 пар в естественной обстановке наблюдали лишь по одному случаю запасания добычи впрок. Насекомые, запасенные таким образом, утилизируются, видимо, на протяжении одного дня, поскольку кладовая неизменно оказывалась пустой после 17.00. Частота фиксации добычи существенно изменилась после того, как исследователи приступили к экспериментальному подкармливанию пар. Большую кювету, содержащую 100–200 сверчков, помещали в 10–160 м от гнезда. Теперь фиксацию добычи наблюдали у членов 5 пар (62,5%) из 8 экспериментальных. Накалывали сверчков все 5 самцов и 3 самки, но лишь на одной гнездовой территории оба партнера фиксировали жертвы регулярно. Самцы пытались зафиксировать в среднем 18,8% (3,6–53,6%) особей насекомых, взятых ими из кюветы.
В среднем только 40,8% попыток закрепить жертву оказались успешными, причем по этому показателю не было достоверных различий между самцами и самками. Выявилась тенденция к более успешному использованию в качестве субстрата колючей проволоки и шиповатых пород кустарников по сравнению с ветвями таких плодовых пород как орешник, вишня и слива. Удачным субстратом оказались прошлогодние сухие стебли травы, хотя насекомых, наколотых на них, быстро растаскивали муравьи.
Кроме того, успешность попыток накалывания жертв определенно возрастает по мере приобретения птицей индивидуального опыта. (подробности см. Панов, 2008: 387–390).
Прямыми наблюдениями было показано, что частота попыток зафиксировать жертву достоверно возрастает после того, как значительная часть добычи уже потреблена (от 38,1 до 100%, в среднем 73,7±7,4% от числа сверчков, которые будут съедены до конца данного сеанса кормления).

Поведение «заклинивания» совершенно нехарактерно для европейского жулана, но, возможно, служит обычным способом фиксации добычи у жулана сибирского *L. cristatus* в Южном Приморье (Панов, 1973). Однако у птиц этого вида, зимующих на о. Тайвань, заклинивание жертв наблюдалось только в 11% случаев из 217. В то же время длиннохвостые сорокопуты *L. schach*, живущие на острове круглый год, значительно чаще (68.6%) заклинивают свою добычу, чем накалывают ее (Severinghaus, Liang, 1995).

Серый сорокопут охотно использует оба способа, причем слетки спустя 20 дней после вылета из гнезда чаще заклинивают свою добычу, чем накалывают ее на сучки (Cramp, 1993). Впрочем, Олссон (Olsson, 1985) убедительно показал, что взрослые серые сорокопуты используют вертикальные обломанные сучки в основном для фиксации жертвы с целью ее разделывания и поедания (63.2% случаев использования сучков), а развилки – для запасания корма впрок (65.9% случаев использования развилок). У клинохвостого сорокопута *L. sphenocercus* поведение при заклинивании трупов птиц выглядит весьма изощренным (см.Панов, 2008).

Смит (Smith, 1973*в*) предполагает, что закрепление кормовых объектов на субстрате могло развиться из свойственной многим воробьинообразным повадки протаскивания (dabbling) вдоль присады добычи перед ее поеданием. Я, со своей стороны, полагаю, что такое поведение может быть начальным элементом акции запрятывания кормовых объектов, характерной, в частности, для врановых и синиц, о которых идет речь в цитируемой работе.

«Когнитивизм» против этологии в интерпретациях поведения животных

«Когда видишь, с какой легкостью взрослая новокаледонская ворона обращается со своими инструментами, – пишут Блюфф с соавторами, – даже многоопытному исследователю поведения трудно поверить, что это поведение не основано на планировании и понимании» (Bluff et al., 2007: 6). Изучая использование орудий этими птицами в естественной обстановке, они показали в мельчайших деталях, насколько оно целесообразно» (Bluff et al., 2010).

Однако, каждому, кто читал труды А. Фабра о целесообразности поведения насекомых, совершенно очевидно, что целесообразность далеко не всегда есть следствие мыслительной деятельности, как ее понимают приверженцы «когнитивистского» подхода в изучении поведения животных. Здесь, к величайшему сожалению, постоянно приходится видеть поспешные заключения, основанные на внешней видимости, которая с готовностью принимается за нечто «самоочевидное». Именно следствием такого подхода оказываются метафоры вроде обозначающей новокаледонскую ворону в качестве «оперенного шимпанзе».

Современные методы исследований, выработанные в полевой и экспериментальной этологии, позволяют проводить филигранный анализ механизмов поведения, при котором удается с достоверностью выявить врожденные и приобретенные его компоненты и установить их соотношение (как было показано выше при анализе онтогенеза хищничества и запасания корма у сорокопутов).

Приведу лишь один пример удивительно целесообразного поведения, практически лишенного приобретенных компонент. Самки жуков долгоносиков-листовертов откладывают яйца в древесные листья, свернутые трубочкой. Для трех видов (*Chonostropheus chujoi, Apoderus balteatus*, *Deporaus* sp.) было показано, каким образом самка опознает листья, пригодные для изготовляемые таких «гнезд». Самка несколько раз проделывает маршрут вдоль главной жилки листа к его вершине и обратно. Экспериментально доказано, что она таким образом определяет размер листа. В опытах с моделями листа было

установлено, что измерение есть именно функция перемещения по субстрату, а не реакция на зрительные стимулы. При измерении больших и малых листьев насекомое использует неодинаковые тактики. Получив эту информацию, самка принимает решение где именно следует сделать разрез листа между его краем и главной жилкой, чтоб его можно было свернуть трубочкой (рис. 2). Количество яиц, откладываемых самкой, положительно коррелирует с шириной, а не с длиной апикальной части листа (Sacurai, 1990).

Бесперспективность подхода, при котором нарушается закон Моргана, уже неоднократно приводила к тому, что высказанные на его основе воззрения оказывались в конце концов полностью несостоятельными. Для их опровержения требовались подчас десятилетия, как это случилось с пресловутым «языком танцев» пчел (см. Wenner, Wells, 1990)[13]. В других случая полный конфуз обнаруживался несколько быстрее («язык дельфинов»).

Нечто похожее мы видим и с интерпретацией орудийной деятельности у новокаледонской вороны. Первоначальный наивный энтузиазм относительно необычайных умственных способностей этого вида оказался сравнительно быстро охлажденным после того, как за разрешение вопроса взялись профессиональные исследователи, вооруженные всей суммой знаний, накопленных в этологии и хорошо знакомые с основами гносеологии. В своей работе 2007 г. они приводят развернутый анализ научных представлений о том, что именно можно вкладывать в понятия «мышление» и «понимание» (Bluff et al., 2007: 20). Выясняется, что на этот вопрос нельзя ответить однозначно, даже когда речь идет о людях.

Цитируя гносеолога Г. Оверскейда, специально занятого этой проблематикой, авторы статьи пишут, что «для большинства животных (как и для людей) понимание происходящего является, по-видимому, естественным состоянием» (Bluff et al., 2007: 20). С этим согласиться любой зоолог, изучающий поведение позвоночных животных в поле. Без этого ни одно животное попросту не смогло бы выжить и дня. Другое дело, что понимание это у животных имеет совершенно иные глубокие основы по сравнению с пониманием у людей. И только поразительной наивностью гуманитариев, которые обратились к теме поведения животных, можно объяснить их попытки интерпретировать такое «понимание» в качестве проявления высших психических способностей (см., например, Byrne, Bates, 2006).

Возвращаясь к «оперенному шимпанзе», следует признать, что их ООП и в самом деле выходит за пределы привычного для этолога (впрочем, не в меньшей степени, чем поведение долгоносиков-листовертов). Необычным здесь оказывается та стадия, когда чисто инстинктивное поведение обогащается (весьма существенным образом) такими элементами, которые позволяют особи существенно совершенствоваться в выполнении генетически детерминированных акций.

О том, что такое совершенствование должно происходить, говорит, во-первых, следующее наблюдение Блюффа с соавторами (Bluff et al., 2007: 9). Фрагменты, которые вороны отрывают от листьев пандануса и используют в качестве орудий, выглядят более грубыми, а сам процесс их изготовления отличаются о того, что было зарегистрировано в природе Хантом и Греем у одной взрослой особи (Hunt, Gray, 2004). Во-вторых, поистине удивительны манипуляции одной из ворон, выращенных в лаборатории, с проволокой, которую ей удается сгибать и разгибать в соответствии с поставленной перед ней задачей (Bluff et al., 2007: 16-19). По этому поводу авторы статьи пишут: «У ворон, как и у людей, выполнение конкретной задачи не всегда базируется на предварительном (*a priori*) понимании того, как следует действовать. Понимание приходит по мере того, как задача выполняется раз за разом» (оперантное научение – Е.П.).

---

[13] Книга вышла в русском переводе в 2011 г.

В результате эти авторы приходят к выводу, что не исключено влияние научения молодняка от взрослых особей, что ведет к совершенствованию изготовления орудий из листьев пандануса в каждом данном поколении ворон. Мнения о том, что ООП у новокаледонской вороны находится в русле культурной преемственности, придерживаются Холзайдер с соавторами, но их аргументация остается пока чисто умозрительной (Holzhaider et al., 2010)[14].

Можно лишь надеяться, что дальнейшее изучение этого интереснейшего явления будет продолжаться в научных традициях классической этологии, а не под влиянием экзальтации когнитивистов, чрезмерно доверяющим своим субъективным ощущениям.

Литература

Крушинский Л.В. 1977. Биологические основы рассудочной деятельности. Эволюционные и физиологически-генетические основы поведения. М.: Изд. МГУ. 270 с.

Панов Е.Н. 2008. Орудийная деятельность и коммуникация шимпанзе в природе. С. 231-260 в: Разумное поведение и язык. Коммуникативные системы животных и язык человека. Происхождение языка. М.: Языки славянских культур.

Панов Е.Н. 2011. Знаки, символы, языки. Коммуникация в царстве животных и в мире людей. М.: URSS. 504 с.

Bentley-Condit V.K., Smith E.O. Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog. Behaviour 147 (1): 185-222.

Biro D., Inoue-Nakamura N., Tonooka R., Yamakoshi G., Sousa, C., Matsuzawa T. 2003. Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: Evidence from field experiments. Animal Cognition 6: 213-223.

Bluff L.A., Weir A.A.S, Rutz C., Wimpenny J.H., and Kacelnik A. 2007. Tool-related cognition in New Caledonian Crows. Compar. Cognition Behav. Rev. 2: 1-25.

Bluff L.A., Troscianko J., Weir A.A.S., Kacelnik A., Rutz C. 2010. Tool use by wild New Caledonian Crows *Corvus moneduloidesat* natural foraging sites. Proc. R. Soc. B 277: 1377-1385.

Borsari A., Ottoni E.B. 2005. Preliminary observations of tool use in captive hyacinth macaws (*Anodorhynchus hyacinthinus*). Animal Cognition 8: 48-52.

Busbee E.L. 1976. The ontogeny of cricket killing and mouse killing in Loggerhead Shrike (*Laniusludovicianus*). Condor 48: 357-365.

Byrne R.W., Bates L.A. 2006. Why are animals cognitive? Current Biology 16: R445-R447.

Cade T. J. 1967. Ecological and behavioral aspects of predation by the Northern Shrike. Living Bird 6: 43-86

Emery N.J. 2004. Are corvids «feathered apes»? Cognitive evolution in crows, jays, rooks and jackdaws. P. 181-213 in: Comparative analysis of minds (ed. S. Watanabe). Tokyo: Keio Univ. Press.

Holzhaider J. C., Hunt G.R. and Gray R.D. 2010 Social learning in New Caledonian Crows. Learn. Behav. 38: 206-219.

Hunt G.R. 1996. Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian Crows**.** Nature 379: 249-251.

Hunt, G.R., & Gray, R.D. (2004). Direct observations of pandanus-tool manufacture and use by a New Caledonian Crow (*Corvus moneduloides*). Animal Cognition 7: 114-120.

Holzhaider J.C., Hunt G.R., Gray R.D. 2010. Social learning in New Caledonian Crows. 147 (5-6): 553-586.

Lorenz K., von Saint Paul U. 1968. Die Entwicklung des Spiessens und Klemmens bei den drei Würgerarten *Lanius collurio*, *L. sen*ator und *L. excubitor*. J. f. Ornithologie 109: 137-156.

McGrew W.C. 1993. The intelligent use of tools: Twenty propositions. Pp. 151-170 in: Tools, language and cognition in human evolution. Cambr. Univ. Press.

[14] Здесь напрашивается параллель с поведением сорокопута, который на время лишился подходящего субстрата для фиксации добычи. Он вышел из положение, с силой засунув убитую им мышь в узкую цель в углу клетки (Smith, 1972).

Mehlhorn J., Hunt G.R., Gray R.D., Rehkämper G., Güntürkün O. 2010. Tool-making New Caledonian Crows have large associative brain areas. Brain Behav Evol. 75: 63-70.

Miller A.H. (1931). Systematic revision and natural history of the American shrikes *(Lanius)*. Univ. Calif. Publ. Zool. 38: 11-243.

Sacurai K. 1990. Leaf size recognition and evaluation by some attelabid weevils (3) *Deporaus* sp. Behaviour 115(3-4): 348-370.

Smith, S.M. 1972. The ontogeny of impaling be havior in the Loggerhead Shrike, *Lanius ludovicianus* L. Behaviour 42: 232-247.

Tebbich S., Taborsky M., Fessl B., Dvorak M., Winkler H. 2004. Feeding behavior of four arboreal Darwin's finches: Adaptations to spatial and seasonal variability. Condor 106: 95-105.

Thouless C.R., Fanshawe J.H., Bertram B.C.R. 1989. Egyptian vultures *Neophron percnopterus* and ostrich *Struthio camelus* eggs: The origins of stone-throwing behavior. Ibis 131: 9-5.

Wemmer C. (1969). Impaling behaviour of the Loggerhead Shrike, *Lanius ludovicianus* Linnaeus. Z. Tierpsychol. 26: 208-224.

Wenner A.M., Wells.P.H. 1990. Anatomy of a controversy. The question of a «language» among bees. N.Y. – Oxford: Columbia Univ. Press. 399 p.

Emery, N.J. (2004). Are corvids «feathered apes»? Cognitive evolution in crows, jays, rooks and jackdaws. Pp. 181-213 in: Comparative analysis of minds (S. Watanabe (ed.). Tokyo: Keio University Press.

Holzhaider J.C., Hunt G.R. and Gray R.D. 2010 Social learning in New Caledonian Crows. Learn Behav 38: 206-219.

Hunt G.R. Manufacture and use of hook-tools by New. Caledonian Crows. Nature 379, 249-251

Mehlhorn J., Hunt G.R., Gray R.D., Rehkämper G., Güntürkün O. 2010. Tool-Making New Caledonian Crows have large associative brain areas. *Brain Behav Evol* 75: 63-70.

9. Судьбы теоретической биологии с точки зрения этолога[1]

Тезис о необходимости построения теоретической биологии представляется самоочевидным. Наука есть обобщенное знание, которое никоим образом не является простой суммой эмпирических фактов. Содержание интегрированного знания может быть отражено только в теории, т.е. в форме взаимосвязанных законов, управляющих той сферой реальности, с которой имеет дело данная наука. Таким образом, в отсутствие теоретической биологии мы, строго говоря, лишаемся права рассматривать биологию в традиционном смысле как полноценную науку.

Коль скоро сознание биолога отказывается принять этот приговор, можно думать, что неверны те предпосылки, на основе которых он сформулирован. Например, мы вправе допустить, что статус полноценной науки принадлежит не биологии в целом как некоему конгломерату множества полуавтономных дисциплин, а каждой такой дисциплине или, по крайней мере, многим из них. В любом случае ни у кого, по-видимому, не возникает сомнения, что формирование единого взгляда на все многообразие явлений жизни представляет насущную необходимость и что воплощением такого синтетического видения органического мира может быть только общая теория биологии.

Другой вопрос, как можно представить себе, хотя бы ориентировочно, основополагающие принципы построения общей теории биологии, которую ради краткости можно было бы назвать также теоретической биологией. Эта задача в действительности есть не что иное, как частный случай глобальной философской проблемы синтеза знания, над которой серьезно задумывались еще античные мыслители (см. Мудрагей, 1975). Очевидно, существуют два принципиально разных пути продвижения в этом направлении: индуктивный и аксиоматический (или дедуктивный).

Оба эти подхода нашли в той или иной мере отражение в выдвигавшихся ранее программах построения теоретической биологии. Примером первого из них может служить концепция, предложенная Э.С. Бауэром (1935), который видел задачу теоретической биологии в том, чтобы «…представить и вывести эмпирические законы и данные описательной и экспериментальной биологии с ее разделами в качестве частных моментов развития общих, выходящих за пределы непосредственного опыта законов и представлений о живой материи». Второй, аксиоматический подход, основанный на попытках заложить в фундамент теоретической биологии формализованный аппарат математической логики, кибернетики либо общей теории систем, нашел свое отражение в работах многих теоретиков, среди которых можно назвать Н. Рашевского, Л. фон Берталанфи, А.А. Ляпунова и ряд других, не менее ярких фигур (подробнее см. Югай, 1976).

Приходится, однако, признать, что предпринятые до сих пор попытки предложить единую методологию теоретической биологии не привели к искомому результату. Причину этого видят в том, что в рамках предложенных подходов из биологического знания оказывается исключенным все, что находится за пределами физико-математического естествознания (Лойт, 1974). К числу биологических структур, не редуцируемых к физико-химическим основам жизни и плохо поддающимся традиционным методам формализации, относится, в частности, все то, что является предметом изучения поведенческих дисциплин – таких, как зоопсихология, этология, поведенческая экология. Все эти феномены, как и многое другое из того, что, собственно говоря, и составляет непосредственно данную нам живую ткань органического мира, по характеру своей организации имеют много общего с предметом гуманитарного знания – психологии, семиоти-

[1] Изв. Академии Наук. Серия биол. 1993, № 2: 314-317

ки, социологии, где прямолинейный редукционизм и чрезмерная формализация едва ли могут привести к истинному пониманию порядка вещей.

Хотя история изучения поведения животных в соответствии с принципами науки нового времени весьма непродолжительна (см. Панов, 1975), здесь уже было предпринято несколько попыток междисциплинарного синтеза. Их краткий анализ может оказаться полезным как для понимания тех трудностей, которые подстерегают нас на стезе интеграции первоначально суверенных научных направлений, так и для поиска перспективных ориентиров на пути к будущему синтезу биологических знаний.

Можно сказать, что упомянутые попытки оказались не вполне удачными. Интересно, каковы те причины, которые не позволили придти к гармоническому синтезу. Они, на мой взгляд, были не вполне одинаковыми в истории двух наиболее заметных попыток преодолеть различия в исходных посылках и концептуальных схемах, определяющих лицо тех дисциплин, которые, казалось бы, уже созрели для объединения друг с другом.

Первая из этих попыток была предпринята английским исследователем Р. Хайндом (1975) его фундаментальной работе «Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии». Подробная критика этого труда дана мною в другой работе (Панов, 1976), и здесь я ограничусь лишь самыми краткими замечаниями. Те дисциплины, синтезировать которые попытался Р. Хайн, исходили из принципиально разных предпосылок. В основе этологии лежали в целом преформисткие воззрения (так называемая теория инстинкта, рассматриваемого в качестве врожденной стратегии поведения), тогда как сравнительная психология ориентировалась на концепции эпигенеза. Этология уже в момент ее создания в 30–40-х годах нашего века располагала костяком логически замкнутой теории, охватывающей предмет ее исследований в целом. Что касается сравнительной психологии с ее преимущественно индуктивным подходом, то здесь развитие шло по пути формулирования сравнительно частных обобщений и нередко противоречащих друг другу субтеорий малой степени общности (см. Tompson, 1987). Неудивительно поэтому, что вместо органического синтеза Р. Хайнд пришел к аморфному конгломерату сугубо синкретического характера (о понятии «синкретизм» см. Любищев, 1975). Этот случай поучителен в том отношении, что сама по себе общность предмета двух разных дисциплин еще не гарантирует их органического синтеза, и что обобщения низкого гносеологического ранга (эмпирические законы, теории низкого уровня) плохо стыкуются друг другом именно в силу их чрезмерной детализации.

В 1975 г. американский энтомолог Вильсон опубликовал работу под названием «Социобиология. Новый синтез», задачей которой было сформулировать единую теорию эволюции социально поведения на базе концепции классической этологии, социоэтологии и поведенческой экологии с привлечением данных ряда естественных и гуманитарных дисциплин, имеющих дело с темой эволюции человека. Новый синтез представляет собой добротную, беспристрастную компиляцию, основанную на материалах более чем 2 тыс. литературных источников, и в этом смысле здесь перед нами солидная *сумма* эмпирических фактов и тех обобщающих принципов и гипотез, которые могут быть сформулированы на основе представленной фактологии. Однако сами эти принципы, заимствованные из разнородных (принадлежащих разным научным направлениям) концептуальных схем, в работе Вильсона не объединены друг с другом явным образом в единую и непротиворечивую, логически интегрированную систему, которую можно было бы назвать общей теорией социального поведения.

Впрочем, при внимательном чтении можно заметить, что эмпирические закономерности, перечисляемые Вильсоном, связывает друг с другом эволюционная парадигма, а точнее – идея естественного отбора. Судя по всему, автор «Нового синтеза» склонен считать, подобно многим биологам, что общей теорией биологии является именно эволюционная теория (с чем согласны далеко не все – см. Мейен, 1984: 7), и что искомая

теория социального поведения есть не более чем фрагмент синтетической теории эволюции.

На мой взгляд, такая позиция чревата множеством серьезных опасностей. Коренятся они смешении подходов и методов, предназначенных, с одной стороны, для анализа некоего феномена в его одномоментном срезе и, с другой стороны, для реконструкций его развития во времени. Интересно, что в развитых науках, миновавших начальную, чисто описательную стадию своего развития, эта опасность была замечена гораздо раньше, чем в биологии. «Совершенно очевидно, – писал еще в 1916 г. выдающийся французский лингвист Ф. де Соссюр,– что в интересах всех вообще наук следовало бы более тщательно разграничивать те оси, по которым располагаются входящие в их компетенцию объекты. Всюду следовало бы различать… 1) ось одновременности, касающуюся отношений между сосуществующими явлениями, где исключено всякое вмешательство времени, и 2) ось последовательности, на которой располагаются все явления первой оси со всеми их изменениями». Второй, исторический подход Ф. де Соссюр кладет в основу эволюционной (диахронической) лингвистики, первый – лингвистики статической (синхронической), ориентированной на изучение структуры языка в его сиюминутном состоянии. «Всегда надо точно знать, – продолжает автор, – к какому из двух аспектов относится рассматриваемый факт, и никогда не следует смешивать методы синхронических и диахронических исследований» (де Соссюр, 1977: 112, 132).

К сожалению, это необходимое условие далеко не всегда соблюдается при попытках построения общих концептуальных схем в поведенческих дисциплинах (как, впрочем, и во многих других разделах биологии). Идея историзма настолько доминирует в умах исследователей, что не позволяет видеть объект познания иначе как через призму его прошлого. Исследуемая структура мыслится как некий завершенный к настоящему времени этап формирования целесообразной функции, что приводит к недопустимому смешению трех принципиально разных типов научного объяснения – апеллирующего к истории объекта (генетических), к его строению (субстанциальных и структурных) и к его назначению (функциональных) (см. Purton, 1977; Панов, 1983). «Новый синтез» Е.О. Вильсона дает яркий пример подобного историко-адаптационистского подхода.

Новые тенденции на пути интеграции поведенческих дисциплин

Предмет поведенческих дисциплин может быть подразделен, в самой грубой схеме, на две главные составляющие: поведение индивида (со всем его физиологическим и психофизическим оснащением) и коллективное поведение. И хотя совершенно очевидно, что названные категории теснейшим образом взаимообусловлены, так что их можно разграничить только в абстракции, к настоящему времени не удалось сконструировать удовлетворительную концептуальную схему, которая могла бы, во-первых, раскрыть диалектическое единство противоположностей индивидуального – коллективного и, во-вторых, лаконично описать фундаментальные принципы организации поведения на сосуществующих и соподчиненных уровнях индивида и социума. Если бы такую концептуальную схему удалось построить, то именно она, вероятно, могла бы претендовать на роль общей теории поведения, или, точнее, метатеории, рассматривающей под единым углом зрения наиболее принципиальные положения специальных поведенческих дисциплин – таких, как нейроэтология и собственно этология, с одной стороны, и социобиология с поведенческой экологией – с другой.

Интересная попытка преодолеть существующие трудности перехода с уровня индивидуального поведения к уровню организации коллективной деятельности предпринята группой исследователей из Брюссельского университета, разрабатывающих в применении к поведению животных идеи И. Пригожина о самоорганизации в неравновес-

ных системах. В частности, в статье Дж. Денебурга и С. Госса (Deneubourg, Goss, 1989) проводится мысль о неэффективности доминирующей сегодня стратегии научных объяснений, согласно которой сложность коллективного поведения *a priori* приписывают изощренности поведения слагающих данный коллектив индивидов, что с неизбежностью влечет за собой поиски эволюционных причин этой целесообразной изощренности (со всеми описанными выше методологическими дефектами адаптационистского подхода). С помощью машинных имитаций авторы убедительно показывают, что принципиально разные, с точки зрения наблюдателя, коллективные стратегии у животных самого разного морфологического и экологического облика могут основываться на одних и тех же, предельно простых реакциях отдельных индивидов, например, на взаимном подражании, эффект которого накапливается во времени наподобие автокатализа в простых физико-химических системах.

Разумеется, явлениями подражательного (алломиметического) поведения невозможно объяснить все многообразие социальных структур в животном мире. Однако этот пример удобен, чтобы проиллюстрировать полезность простых объяснений, отвечающих основополагающему методологическому принципу «бритва Оккама». Этот принцип с трудом применим в рамках адаптационистской методологии, где объяснение каждой структуры у каждого вида скорее всего окажется уникальным в силу уникальности исторического развития и адаптациогенеза каждого филума. Отсюда и господство эмпиризма в современных синтетических теориях поведения, которые именно по этой причине могут быть только синкретичными.

Интересная аргументация в пользу полезности концепции самоорганизации (синергетики) возможной основы для построения адекватной теории социального поведения животных приведена в работе В.И. Грабовского (1989).

Возможный прообраз теоретической биологии

Существует точка зрения, согласно которой особенностью живых структур является их свойство образовывать коалиции, причем элементы, входящие в подобное объединение, получают возможность осуществлять деятельность, недоступную каждому из них в отдельности (Югай, 1976: 41). Продолжая эту мысль, можно было бы предложить в качестве возможной модели теоретической биологии (в чисто дискуссионном плане) такую познавательную модель, в которой с общесистемных позиций рассматривались бы фундаментальные принципы взаимодействия (коммуникации, кооперации, конкуренции) между элементами и между их структурными ансамблями на всех уровнях организации живого – от субклеточного до биоценотического, а также главные модусы преобразований этих элементов в эволюции (например, при переходе от одноклеточности к многоклеточности). При этом искомая теория должна строиться, по словам Т.В. Лойта (1974), с «метатеоретическим акцентом». Предлагая рассматривать будущую общую теорию биологии как метатеорию с упором на ее общеметодологическое содержание, этот автор присоединяется, по существу, к высказыванию Л. фон Берталанфи, который еще около полувека тому назад писал, что «теоретическая биология в ее первичном значении есть теория познания и методология науки о жизни...» (цит. по Югай, 1976: 41).

Литература

Бауэр Э.С. 1935.Теоретическая биология. М., Л.: Изд. ВИЭМ. 206 с.

Грабовский В.И. 1989. Самоорганизация биосоциальных систем. С. 187-204 в: Поведение животных и человека: сходство и различия. Пущино.

Лойт Т.В. Теоретическая биология как метатеория биологической науки. Вопр. философии 6: 83.
Любищев А.А. 1975. К классификации эволюционных теорий. С. 159-175 в: Проблемы эволюции 4. Новосибирск: Наука.
Мейен С.В. 1984. Принципы исторических реконструкций в биологии. С. 7-32 в: Системность и эволюция. М.: Наука.
Мудрегай В.И. 1975. Концепция «унифицированного знания» в логическом позитивизме. С. 131-143 в: Позитивизм и наука. М.: Наука,
Панов Е.Н. 1975 .Этология – ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М.: Знание, 64 с.
Панов Е.Н. 1976. Рецензия: Р. Хайнд. Поведения животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. Зоол. журн. 55(9): 1421-1424.
Панов Е.Н. 1983.Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения ивотных. С. 5-70 в: Итоги науки и техники. Зоология позвоночных 12. М.: ВИНИТИ.
Соссюр де Ф. 1977.Труды по языкознанию. М.: Прогресс, 695 с.
Хайнд Р. 1975.Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир. 855 с.
Югай Г.А. 1976.Философские проблемы теоретической биологии. М.: Мысль. 247 с.
Deneubourg J.L., Goss S. 1989. Collective patterns and decision-making. Ethology, Ecology and Evolution 1: 295-311.
Purton A.C. 1978. Ethological categories of behaviour and some consequences of their conflation. Anim. Behaviour 26: 653-670.
Thompson N.S. 1987.Natural design and the future of comparative psychology. J. Comparative Psychol. 101: 282-286.
Wilson E.O. 1975.Sociobiology: The New Synthesis. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press. 663 p.

10. Рецензия на книгу А.Д. Слонима «Инстинкт»
(Изд. Наука», Ленинградское отделение, 1967 г.)[1]

В 1967 г. появилась новая книга профессора А.Д. Слонима «Инстинкт». Само название работы и подзаголовок «Загадки врожденного поведения» не могли не привлечь внимания широкого круга читателей, интересующихся общими проблемами биологии. Этот интерес тем более оправдан, что в нашей литературе вопросы поведения животных до сих пор освещались довольно слабо.

Книга открывается коротким введением, в котором обсуждается место науки о поведении в общей системе биологических дисциплин. В первой главе дан краткий исторический очерк развития взглядов на поведение животных. Вторая глава содержит попытку выяснить критерии инстинкта и на этой основе дать его точное определение. Обсуждается описательный подход и составление «каталогов» поведенческих реакций (этограмм), выращивание животных в изоляции, изучение поведения в самые первые моменты после рождения, а также физиологические методики – разрушение или раздражение отдельных участков нервной системы с последующими наблюдениями за поведением подопытных животных. Наконец, делаются некоторые замечания по поводу фармакологического метода в изучении инстинктивной деятельности.

В третьей главе изложена этологическая теория инстинкта и ее критика как в деталях, касающихся терминологии, так и в более общем, методологическом и философском плане.

В главе четвертой рассмотрено изучение инстинкта с позиций павловского учения. В качестве материала для подтверждения тех или иных положений автор использует экспериментальные данные, полученные им самим и его сотрудниками. Основное внимание уделено методу условных рефлексов и его роли в дифференциации сложных цепей поведения на врожденные и приобретенные элементы.

В пятой главе оценено значение инстинкта как основы формирования поведения животных. Приведены разные схемы классификации инстинктов, разобраны процессы формирования в онтогенезе различных поведенческих комплексов, как общих (двигательные, пищевые, оборонительные реакции), так и более частных (запасание корма, запечатление и др.). Небольшое место отводится вопросам гормональной регуляции инстинктивного поведения.

Библиография содержит 44 работы на русском языке и 87 т на иностранных.

Книга затрагивает широкий круг вопросов. Хотя основное внимание автора направлено на разбор и сопоставление представлений двух современных школ – этологической (К. Лоренца и др.) и павловской, он знакомит читателя и с целым рядом других течений (теория тропизмов, бихевиоризм, гештальт-психология и др.). Автор попытался объединить в кратком обзоре и все многообразие современных подходов к изучению поведения; он поставил перед собой задачу – дать объективную оценку взглядов и достижений этологической школы, поскольку изучение закономерностей «инстинктивного поведения» составляет основной предмет этологии.

Книга знакомит непосвященного читателя с этологией, ее целями, методами и достижениями. Автор стремится показать преимущества учения о высшей нервной деятельности по сравнению с этологией

К сожалению, приходится отметить и недостатки книги. История развития этологии помещена автором не в первой главе, а в третьей, что не дает возможности сопоставить во времени развитие этой науки с развитием других теорий поведения. Казалось бы, такое расположение материала оправдано стремлением автора свести в третьей главе

---
[1] Журн. общей биологии 30(6): 759-761

все вопросы, связанные с этологией. Однако некоторые важнейшие этологические представления (например, о возникновении и эволюции демонстративных, ритуализованных форм поведения) помещены не в третьей, а во второй главе (стр. 30) вместе с обзором некоторых этологических методик. Чисто этологическое учение о «запечатлении» перенесено в пятую главу.

Второе замечание касается мнения автора о положении этологии в современной системе биологических наук. Автор считает, что, с одной стороны, этология – это «часть учения о функциях мозга и о нервной и гормональной системах в целом», с другой т «раздел экологии и экологической физиологии». При такой трактовке этология совершенно теряет собственное лицо. Я думаю, что этология возникла как описательная наука, каталогизирующая феномены естественного поведения животных, систематизирующая их и устанавливающая взаимосвязи между ними. В этот период гипотетические модели Крэга, Мак-Дуголла, Лоренца и Тинбергена легли в основу стройной логической системы понятий, позволивших объединить на единой основе усилия многих исследователей в описании и систематизации поведенческих реакций. Сам К. Лоренц всегда подчеркивал условный характер своей модели и не предлагал искать аналогов ее отдельных элементов в реальном организме. Накопление фактического материала позволило этологии очень быстро превратиться в сравнительную науку, трактующую вопросы эволюции поведения. Это одно из основных ее сегодняшних направлений.

Другое направление, интенсивно развивающееся в последние годы, связано со стремлением понять физиологические механизмы тех явлений, которые хорошо изучены на поведенческом уровне. Происходит сближение этологии с нейрофизиологией, идет процесс «физиологизации» науки о поведении.

Естественно, что А.Д. Слоним, как физиолог, основной центр тяжести переносит на рассмотрение «физиологической» этологии, хотя это направление еще очень молодо и не определяет лица современной этологии в целом. Отдельные сведения, касающиеся других, не физиологических аспектов этологии, без четкой системы разбросаны а тексте второй и третьей глав (например, использование данных этологии в новой систематике – один абзац на стр. 30; возникновение некоторых инстинктивных реакций в ходе эволюции – один абзац на стр. 30; генетика поведения – по одной фразе на стр. 22 и 36). Некоторые важнейшие проблемы этологии, практически неизвестные нашему читателю, совершенно не затронуты в книге (роль инстинктивного поведения во внутривидовых отношениях: система сигнализации, поддержание структуры популяции; социальные системы в животном мире и их эволюция; поддержание репродуктивной изоляции между близкими видами; межвидовая территориальность как механизм, регулирующий экологические взаимоотношения между близкими видами; структура поведения отдельной особи и т.д.). Хотелось бы найти в книге хотя бы простой перечень этих проблем.

Сравнительно небольшой этологический материал, приведенный в книге, не лишен неточностей и ошибок. Недостаточно оттенено, что понятие ритуализации имеет отношение лишь к одной категории инстинктивного поведения – к поведению сигнальному (стр. 30). Там же А.Д. Слоним пишет: «Некоторые типичные формы движения являются важными признаками, позволяющими зоологам определить близкие по форме и окраске виды. Хорошим примером таких видовых различий являются описанные Тинбергеном (1959) двигательные акты и звуки, издаваемые двумя видами чаек: сизой и серебристой». Этот пример неудачен, ибо сизая и серебристая чайки – виды достаточно различные «по форме и окраске».

Автор необоснованно критикует принятую этологическую терминологию. На стр. 127 А.Д. Слоним вводит читателя в понятие «запечатление», применяя его, однако, в

ином смысле, чем К. Лоренц (1937) (который ввел термин в науку) и последующие авторы (см. работы Salzen, 1961; Sluckin, Salzen, 1961; Fabricius, 1962; Hinde, 1962 и др.). Думается, что если уж А.Д. Слоним решил вложить новый смысл в общепринятое и устоявшееся понятие, это следовало бы специально оговорить в тексте. Неприятное впечатление производят ошибки в английских терминах, данных в скобках к их русскому переводу. На стр. 79 и 81 читаем innate realising (вместо releasing) mechanism, на стр. 81 – realisers вместо releasers, на стр. 88 – inside вместо insight.

Посмотрим теперь, какой характер носит в книге критика этологических воззрений. Автор обвиняет этологов в механицизме, в идеализме, в отрицании методов анализа и синтеза, в непонимании соотношений между врожденными и приобретенными элементами поведения и т. д. (стр. 86, 87, 89, 90, 91). Все эти обвинения носят голословный характер. Нет нужды доказывать, что принципы анализа и синтеза применяются представителями этологического направления столь же широко, как и представителями иных наук и направлений, в том числе и павловской рефлексологии.

Труднее всего, конечно, возражать против обвинений в идеализме. Ведь кибернетики и классические генетики тоже до недавнего времени числились идеалистами.

В главах четвертой и пятой А.Д. Слоним прямо противопоставляет этологии павловское учение о рефлексах: «Стройное учение об условных рефлексах этологи предлагают заменить чисто словесной и никак не оправданной классификацией типов обучения…: внутреннее побуждение, обуславливание, запечатлевание, подражание, метод проб и ошибок» (стр. 88). Из приведенной цитаты следует, что А.Д. Слоним восстает против этого. Очевидно, он не принимает предложенную этологами классификацию. Заглянем, однако, в другие страницы книги. На стр. 139 читаем: «Здесь можно думать об образовании условных рефлексов *методом проб и ошибок* (здесь и далее курсив мой – *Е.П.*), но несомненно и то, что само врожденное поведение формируется в процессе развития и возникающие здесь натуральные условные рефлексы протекают по типу *запечатлевания…».* На стр. 144 сказано: «Следовательно, животным свойственна в разной степени и элементарная рассудочная деятельность. Последняя отличается от простого или более сложного условного рефлекса тем, что животные не только автоматически отвечают на действие сигнального раздражителя, но способны предвидеть предстоящие события, которые непосредственного влияния на их органы чувств не оказывают» (здесь А.Д. Слоним дает описание как раз «внутреннего побуждения» – insight»). Читаем на стр. 105: *«Имитационные – подражательные рефлексы* имеют большое значение в формировании стадных отношений…». Итак, А.Д. Слоним признает и внутреннее побуждение, и подражание, и метод проб и ошибок, и запечатление. Важно лишь, чтобы все это называлось условными рефлексами:

Это лишь один пример, показывающий некоторую эклектичность последних глав, где делается попытка противопоставить этологии учение о высшей нервной деятельности. Здесь мы сплошь и рядом сталкиваемся со смешением этологических и рефлексологических понятий. Они то и дело подменяют друг друга, вперемежку используются в одной фразе. При современном состоянии науки о поведении совершенно необходимо четкое определение понятий и чрезвычайно тщательное их употребление. Между тем, в изложении А.Д. Слонима мы сталкиваемся в рефлексами «стадными», «игровыми», «отряхивания», «подражательными», «гомеостатическими», «ситуационными», «пищедобывательными» и «пищевыми», «половыми» и «родительскими», а также с «рефлексами поведения» и «рефлексами регуляции отдельных физиологических процессов».

Неудивительно, что при таком широком употреблении понятие «рефлекс» превращается в пустой звук. Ранее и И.П. Павлов, и А.Н. Промптов, и Л.В. Крушинский специально подчеркивали, что рефлекс является элементарной реакцией организма. Наибольшую ясность в этот вопрос, пожалуй, внес Л.В. Крушинский (1960), выделив поня-

тия рефлекса (простейшая интегрированная единица деятельности нервной системы), унитарной реакции (простейшая интегрированная единица поведения) и биологической формы поведения (например, пищевая, половая, родительская). В этом отношении классификация «рефлексов» А.Д. Слонима, приведенная на стр. 115 – шаг назад. Она явно и недвусмысленно проигрывает по сравнению с системой иерархии инстинктов Н. Тинбергена и даже перед упрощенной классификацией Г. Темброка.

Некоторые частные замечания. На стр. 36 при описании поведения серой вороны (*Corvus conix*) приведено латинское название ворона (*Corvus corax*). Рисунок на стр. 37 подписан: «Этограммы (формы поведения) у серой вороны», тогда как на самом деле изображены формы поведения ворона. Неправильно приведено латинское название чирка-трескунка на стр. 30. Рисунок 18 на стр. 54 изображает кулика-сороку (*Haematopus ostralegus*), которому в подписи присвоено название поморника (*Stercorarius*), птицы из другого семейства.

В целом книга А.Д. Слонима полезна для нашего читателя, ибо она вводит его в курс новых и интересных проблем. Очень жаль, что она увидела свет в недостаточно доработанном виде.

11. Рецензия на книгу Р. Хайнда «Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии» (М. Изд-во «Мир». 1975. 855 с.)[1]

В последние годы в нашей стране наблюдается заметное повышение интереса к проблемам поведения животных. Насущная потребность в серьезном руководстве, где были бы отражены последние достижения в этой области науки, послужила важным стимулом для перевода на русский язык книги Р. Хайнда. Поскольку это одна из наиболее серьезных сводок по данной теме в зарубежной литературе и единственная работа такого рода в русском переводе, ее тщательный разбор представляется весьма желательным.

Роберт Хайнд принадлежит к поколению европейских этологов, для которых характерно критическое отношение к классическим концепциям этологии, выдвинутым родоначальниками этой науки в 30–40-х гг. нашего века. Один из путей модернизации этологических воззрений Р. Хайнд видит в устранении давних традиционных барьеров между этологией и другими поведенческими дисциплинами, а также в ее сближении с нейрофизиологией, эндокринологией, психофизикой, психиатрией и прочими науками, в той или иной мере занятыми исследованием поведения. Иными словами, речь идет о создании новой синтетической науки о поведении. Такой процесс взаимной ассимиляции идей и методов вообще характерен для науки XX столетия, и неудивительно, что подобное взаимопроникновение наблюдается в последние десятилетия и в сфере поведенческих дисциплин. Автор книги стремится ускорить этот процесс и придать ему направленный характер, объединив в одной обширной сводке основные достижения этологии, бихевиоризма и американской зоопсихологической школы (лидеры последней – Т. Шнейрла, Д. Лерман, Е. Гесс, Ф. Бич и др.).

Надо сказать, что задача органического синтеза этих направлений представляется гораздо более сложной, чем это может показаться на первый взгляд. Общность объекта, с которым имеют дело все названные направления, не является абсолютным залогом успеха такой попытки. Специфические особенности перечисленных школ касаются не только различий в методических подходах (наблюдения в поле у этологов и лабораторный эксперимент с депривацией у бихевиористов и зоопсихологов). Гораздо существеннее несходство в общих методологических принципах этих направлений. Стоящая перед этологами задача исследования целостного поведения во всем его многообразии и системной сложности привела к формированию достаточно общих дедуктивных схем, образующих теоретический каркас этологии. Напротив, позитивистская и прагматическая направленность бихевиоризма способствовала преобладанию здесь индуктивного подхода и сознательного приоритета эмпиризма[2] . Эти серьезные различия в методологии особенно содействовали развитию стойкого взаимного скептицизма у европейских этологов и американских психологов. Скептицизм этот не преодолен до настоящего времени[3] . Все сказанное, на наш взгляд, делает оптимизм Р. Хайнда, сквозящий в предисловии к его сводке (стр. 8-9), не вполне оправданным. То обстоятельство, что представителей обоих направлений могут интересовать общие проблемы, само по себе еще не гарантирует от опасности эклектизма при попытке синтеза этологии и сравнительной психологии.

---

[1] Зоол. журн. 1975 55(9): 1421-1424.

[2] Подробнее см. Е.Н. Панов «Этология — ее истоки, становление и место в ис следовании поведения». М: Изд-во «Знание», 1975.

[3] Development and evolution of behavior. 1973, Eds. L. Aronson, E. Tobach, D. Lehrman, J. Rosenblatt. N. Y.

К сожалению, Р. Хайнд не только не избежал этой опасности, но, что очень важно, даже не оговорил ее неизбежности на данном этапе развития науки, что могло бы частично оправдать бросающуюся в глаза механистичность объединения этологических и зоопсихологических концепций. Первым признаком отсутствия органического синтеза служит то обстоятельство, что некоторые главы или рубрики оказываются почти чисто этологическими и по подходу, и по материалу, и по методу (например, главы 16, 17, 26 и 27), тогда как другие – почти всецело зоопсихологические или бихевиористские (главы 5, 10, 20, 23, 24 и др.). Примером механической стыковки могут служить рубрики 2 и 3 главы 6. В первой обсуждается проблема поведенческой установки с позиций этологического принципа «образа искомого», а во второй – та же проблема в свете психологической концепции «избирательного внимания». При этом рубрики связаны только композиционной близостью, общностью места.

Следуя своему в целом эмпирическому настрою, автор уделил гораздо больше внимания и места экспериментальным данным зоопсихологов. Результаты множества частных и, как правило, весьма противоречивых экспериментов сопоставляются со скрупулезной тщательностью, которая не всегда отвечает значимости самих этих экспериментов. Конечный результат такого сопоставления, как правило, формулируется таким образом, что в силу многообразия и противоречивости данных какие-либо позитивные выводы делать вообще преждевременно. Что касается этологической (и экологической) проблематики, то она растворяется и тонет в этом недостаточно организованном экспериментальном материале. Подобная фрагментация этологических концепций приводит к дезинтеграции основных понятий. Будучи вырванными из теоретического контекста, последние утрачивают значительную долю содержания. Например, понятие «завершающий акт» имеет смысл в противопоставлении его «аппетентному поведению». Между тем, речь о завершающих актах идет на стр. 636-637, а об аппетентном поведении – на стр. 20, 277, 281, 348 и 349.

Попытки автоматически распространить понятия, значимые в одной сложившейся системе взглядов, в систему положений другой дисциплины – это и есть эклектизм, который редко приносит полезные плоды. Так, расширяя психофизиологическое понятие «подкрепление» в область анализа целостного поведения животных в природе, автор пытается говорить о «самоподкреплении», которое может нести в себе каждое действие животного. Однако результат этой попытки настолько явно неудовлетворителен, что сам автор тут же пишет, что таким способом «…можно объяснить все что угодно» (стр. 657-658). В конечном итоге выясняется, что «…разнообразие результатов вызывает сомнения в обоснованности каких-либо обобщений относительно …сенсорного подкрепления для *всех* реакций, для *всех* животных и для *всех* условий» (стр. 640, курсив мой – *Е.П.*).

Если обсуждение сравнительно-психологических и физиологических концепций базируется на анализе большого фактического материала и тем самым выливается в достаточно объективную процедуру, то отношение Р. Хайнда к более общим этологическим гипотезам нередко выглядит достаточно субъективным. В частности, автор скептически относится к принципу «образа искомого» в рубрике 6.2 (принимая ее, однако, как данное в рубрике 24.4), к концепции «врожденного разрешающего механизма», к ранней трактовке понятия «импринтинг», но безоговорочно принимает сомнительную гипотезу «конфликта мотиваций» и совершенно необоснованный принцип «типичной интенсивности сигнала». Из колоссальной массы этологических исследований выбраны преимущественно данные лабораторных экспериментов, тогда как сам автор пишет, что многие вопросы, издавна составляющие камень преткновения для экспериментаторов, легко решаются путем простых полевых наблюдений (стр. 623). В то же время попытки исследования целостного поведения в лаборатории легко приводят к

крайнему упрощенчеству, свидетельством чему служит, по мнению самого Р. Хайнда, подробно разбираемая им на стр. 263-266 работа А. Севенстер-Бол.

Особо следует остановиться на заключении автора, что идея деления поведения на «врожденное» и «приобретенное» неплодотворна. В подтверждение Р. Хайнд ссылается на весьма неудачное (и характерное для эпигенетиков-эмпириков) высказывание Д. Хебба, что вопрос, в какой мере поведение зависит от генетических факторов и в какой – от влияния среды, столь же бессмыслен, как и вопрос, от чего больше зависит площадь – от длины или от ширины. Если продолжить эту аналогию, следовало бы прийти к выводу, что в геометрии оправдано только понятие «площадь», тогда как понятия «длина» и «ширина» могут быть безболезненно отброшены. Да и сам Р. Хайнд в выводе 4 к главе 18 отступает от постулируемого им принципа, говоря, что при сравнении двух организмов «…нас должно интересовать, чем определяются их различия – генетическими факторами или факторами опыта» (стр. 463). Конечно, фенотип формируется по генетической программе при постоянной коррекции среды. Однако если бы Р. Хайнд был последователен в проведении принципа «границ приложения обобщений», он бы вспомнил, что вся этология сформировалась на основе *условного* подразделения элементов поведения на врожденные и приобретенные. Об эвристической ценности такого условного подразделения на первых этапах описания и анализа писал не только основоположник этологии Ч. Уитман, но и лидер бихевиоризма Дж. Уотсон. Таким образом, этот вопрос долгое время решался одинаково как преформистски настроенными этологами, так и стоящими на эпигенетических позициях зоопсихологами.

Другая группа проблем, с которой мы сталкиваемся при оценке сводки, состоит в том, каково соотношение между фактологией и теорией в этой книге. Уже первое ознакомление с ее композицией создает впечатление некоторой растерянности автора при попытке подчинить себе и четко контролировать все многообразие эмпирических данных и их первоначальных обобщений, которые Р. Хайнд намерен проанализировать. Внешним признаком, этого служит подчас не вполне понятный для читателя способ выделения глав (например, главы 23 и 24), а также не совсем убедительный логически порядок глав и рубрик (в частности, главы 3-6). Эту слабость осознал и сам автор, который в предисловии готов посетовать, что книге вообще положено быть разбитой на главы (стр. 9). Общая композиция держится, скорее, не на главах, а на четырех крупных разделах, материал которых крайне неравномерен и объем которых не всегда соответствует значимости самих разделов. Так, разделы I и IV, посвященные вопросам методологии и эволюции, выглядят чем-то вроде вынужденных довесков к двум другим, центральным разделам. Рубрикация внутри глав еще более произвольна, причем идущие друг за другом рубрики часто несопоставимы рангу значимости. Примером могут служить последовательные рубрики в главе «Эквивалентность восприятия через оба глаза»: «Физиологическое развитие восприятия у кошек»; «Кинестетическая перцепция у шимпанзе»; «Развитие зрительно-двигательной координации» и т.д. Хотя каждая отдельная рубрика насыщена ценным фактическим материалом, отсутствие четкой, акцентируемой единой канвы делает книгу мозаичным собранием разноплановых эссе.

Задаче логической интеграции материала должны были бы способствовать выводы в конце каждой главы. Однако эти выводы также носят чересчур частный характер. Часто «вывод» лишь немного более многословно дублирует название рубрики оглавлении. Так, выводы к перечисленным только что рубрикам главы 20 выглядят так: «эквивалентность восприятия через оба глаза у кошек и шимпанзе зависит, fa у утят не зависит от соответствующего (?) опыта»; «обсуждается роль бинокулярного зрения в развитии зрительной системы у котят»; «в развитии кинестетического приятия у шимпанзе играет роль опыт» и т.д. Во многих случаях выводы сводятся к тому, что какие бы то ни было заключения сделать «трудно» или «преждевременно». К главам 15 и 26 автор во-

обще не сформулировал сколько-нибудь содержательных выводов, несмотря на то, что эти главы затрагивают весьма важные темы и содержат соответственно 40 и 20 страниц текста. К двум главам по эволюции поведения сформулировано в общей сложности 6 «выводов», которые носят характер явных трюизмов.

Все это можно было бы рассматривать просто как претензии к форме изложения, если бы перечисленные слабости не наталкивали на мысль, что автор, приступая к написанию книги, не имел перед собой четкой логической структуры анализируемого предмета. В предисловии Р. Хайнд пишет, что «…поведение животных как правило не удается четко определить». Здесь уместно вспомнить, что «…чем эмпиричнее наука, чем ближе она к сфере элементарного опыта, тем труднее разграничить ее объект и предмет»[4]. В изложении Р. Хайнда наука о поведении предстает именно как сугубо эмпирическая, в которой частная фактология и множество сравнительно обобщений довлеют над общими очертаниями феномена.

Парадокс состоит в том, что тот самый гигантский объем материала, который делает рецензируемую сводку одной из наиболее полных в современной литературе, одновременно определяет и ее главные недостатки. Автору не удается четко выделить из объекта исследований предмет науки, что осуществимо лишь на пути искусственного «обрезания» многих реально существующих связей и создания тем самым необходимого уровня абстрагирования. Если не сделать этого, то наука о поведении становится синонимом биологии вообще. Действительно, следуя за реально существующими причинными связями, мы можем сколь угодно глубоко проникать в структуры организма, вплоть до молекулярного уровня, или же двигаться вверх, доходя до общих принципов организации биосферы. Такое всестороннее расширение подходов необходимо, но оправдано оно лишь в том случае, если центральный предмет наших исследований (именно – целостное поведение организма) будет понят на основе закономерностей поведенческого уровня.

Континуальность поведения – как во времени, так и в смысле возможных заметных переходов с одного уровня исследований на другие (физиологический, организменный, популяционный, биоценотический) требует особенно жесткой процедуры логического абстрагирования. Между тем Р. Хайнд, формально отдающий долг методологии анализа в главах 1 и 2, не может порвать с всепоглощающими надеждами на эмпирию. Постоянно подчеркивая условность процедуры выделения понятий и описания объекта, он тут же отрицает этот путь, говоря, что многое не учтено и потому выводы сомнительны (стр. 95, 277, 501, 573, 591, 592, 595, 596, 600, 603 и т.д.). Пронизывая собой всю книгу, такие высказывания создают определенный настрой, суть которого в том, что нет оснований формулировать какие-то общие принципы, пока нами не изучены все или почти все виды, все типы их реакций и все взаимосвязи всех факторов как внутри организма, так между организмом и средой. При таком подходе возможность создания общей теории откладывается в далекое или даже недостижимое будущее. Но теория нужна нам сейчас, ибо «...теория не только формулирует, что мы знаем, но и говорит нам о том, что мы хотим знать. Более того, структура теоретической системы указывает на возможные альтернативы в решении вопроса»[5]. Итак, общая теория нужна как программа дальнейших действий, и существование частных обобщений и гипотез еще не окупает этой важнейшей потребности развивающейся науки.

Возможность создания дедуктивно-логических теоретических схем есть факт непреложный, проверенный на опыте многих развитых наук. Однако эта возможность, часто недооценивается или даже встречается в штыки. «В силу ряда объективно сло-

[4] Мартынов В.В. 1966. Кибернетика, семиотика, лингвистика. Минск: Изд-во техника.

[5] Parsons T. 1937. The structure of social actions. N.Y.

жившихся причин многие представители гуманитарных (и естественных – *Е.П.)* наук, склонны недооценивать логический аппарат науки. И хотя они нигде явно не выступают против математики и логики, внутренне они убеждены, что “логическим путем” ни к каким открытиям придти нельзя, что открытие – это результат эксперимента, наблюдения над новыми фактами…». Между тем «…любая достаточно сложная совокупность взаимосвязанных явлений может оказаться *необозримой* (курсив мой – *Е.П.*) для исследователя, пытающегося все определить непосредственным наблюдением» (Мартынов, 1966). Правда, Р. Хайнд упоминает о методе логического моделирования в главе 1, но упоминание это предельно кратко, вопреки важности метода и касается лишь одной проблемы – моделирования физиологических механизмов.

Создание теории невозможно без четкой, разработанной понятийной базы. Можно задать вопрос, пригоден ли понятийный аппарат, использованный в книге Р. Хайнда, для построения органичной и непротиворечивой теории поведения. Вероятно, на этот вопрос придется ответить отрицательно. Иногда вообще возникает впечатление, что кристаллизация понятий – это важнейшее звено процедуры логического абстрагирования не входит в задачу автора. Например, посвятив целую главу проблеме обучения, он лишь в начале следующей главы (стр. 605) задается вопросом, что же такое обучение. Другие важные понятия по мере перехода из одной главы в другие незаметно оказываются синонимами, тогда как первоначально постулировалось их принципиальное различие. Так, глава 9 посвящена «побуждению», и тут анализируются половое и агрессивное побуждения. В главе 10 мы сталкиваемся с половой и агрессивной «тенденциями» (стр. 267), а затем только в начале главы 16 знакомимся с определением «тенденции», которая преподносится как нечто вполне отличное от «побуждения». Оба эти понятия легко заменяются понятием «мотивационный фактор» (стр. 410) и рядом других.

Создание четких логических схем предполагает оперирование с понятиями более или менее односмысленными. Отсутствие этого условия не только тормозит создание непротиворечивой теории, но и попросту затрудняет чтение и понимание текста. Попытки автора по ходу изложения корректировать суть данного понятия в применении к данному контексту не всегда спасают положение, а подчас вызывают еще большую растерянность читателя, который чувствует, что твердая почва незаметно уходит из-под ног. «Некоторые трудности,– пишет Р. Хайнд на стр. 379,– возникающие при анализе проблемы взаимосвязи между «страхом» и «исследовательским поведением», обусловлены использованием этих же терминов применительно к гипотетическим «унитарным побуждениям» …Мы же используем *здесь* (курсив мой – *Е.П.*) эти термины для обозначения категорий поведения, причем, как мы видим, эти категории частично перекрываются».

Проблема теоретического языка в науке о поведении – проблема весьма животрепещущая. Еще Л. Витгенштейн писал, что «…психология состоит из экспериментальных методов и путаницы в понятиях»[6]. Стройная система односмысленных понятий может родиться в процессе выделения неких структурных единиц поведения. Расчленение континуума, «потока» поведения на единицы разных уровней и разных рангов представляет собой первоочередную задачу описания и анализа поведения[7]. Р. Хайнд перешагивает через этот необходимый этап структурирования предмета, которое в настоящее время должно носить преимущественно логико-дедуктивный характер. Что касается эмпирического обеспечения, то оно, как показывает и сама книга Р. Хайнда, более чем достаточно при существующей сумме фактов.

[6] Приводится по Ф. Джордж «Мозг как вычислительная машина», 1963, М.: Изд-во Иностр. лит-ры, стр.77.

[7] Д. Миллер, Е. Галантер и К. Прибрам «Планы и структура поведения», 1961.Изд-во «Прогресс», М., стр. 29, 35 и др.

В целом создается впечатление, что автор сводки не пытался дать некий общий набросок теоретической системы, а пошел по более легкому пути суммирования фактов и частных концепций, сдобрив все это значительной долей скептицизма.

В этой рецензии нам хотелось подчеркнуть общие недостатки, которые характерны в настоящее время для многих поведенческих дисциплин. Эти недостатки, фиксируя внимание исследователей на сборе фактического материала, тормозят назревшую необходимость перехода науки о поведении от описательного к аналитическому периоду, для которого эта область знаний, как мы полагаем, достаточно созрела. Фиксирование внимания на слабостях рецензируемой книги было сделано в ущерб констатации ее достоинств, многие из которых несомненны. Колоссальная работа Р. Хайнда по обобщению огромного фактического материала и всего разнообразия взглядов разных ученых и школ делает его сводку ценнейшим справочником, который, несомненно, станет настольной книгой всех советских исследователей поведения.

12. Границы вида и гибридизация у птиц[1]

> …Все, что мы достигаем искусством, может осуществляться и осуществляется тысячи и тысячи раз природой, и таким образом часто получаются случайные и добровольные смешения между животными, и особенно – между птицами… Кто может сосчитать незаконные утехи между особями разных видов! Кто сумеет когда-нибудь отделить бастардные ответвления от законных стволов, определить время их первого возникновения, установить, одним словом, все следствия могущества Природы в умножении всех потребных ресурсов и следуемых из них дополнительных возможностей, которые она знает как применить для увеличения числа видов и заполнения перерывов, которые кажутся их разделяющими.
>
> *Ж. Бюффон.* Естественная история птиц, 1770[2]

Феномен гибридизации порождает два класса проблем. Проблемы, связанные с вопросами номенклатуры и классификации, касаются, например, таксономического статуса форм, гибридизирующих в одной области их совместного обитания и не гибридизирующих в другой (или в других). В проблемах, ориентированных на раскрытие закономерностей микроэволюции, речь может идти о реальности гибридогенного формообразования в тех или иных таксонах высокого ранга, об относительной важности этого модуса формообразования среди всех прочих и об условиях, при которых возможна его реализация.

Оба круга проблем теснейшим образом взаимосвязаны, хотя природа их во многом различна. Проблемы номенклатурно-таксономического плана возникают при обсуждении тех инструментов (научные языки терминов), которыми мы пользуемся при описании реальности – в данном случае процессов гибридизации. В отличие от них проблемы эволюционного плана имеют дело не столько с формой описания природных процессов, сколько с содержанием этого описания. Можно сказать, что первая группа проблем относится скорее к числу гносеологических (затрагивающих принципы нашей познавательной деятельности), тогда как проблемы второй группы – онтологические, связанные с выяснением закономерностей эволюции. Эти замечания требуют некоторого пояснения.

Таксономическая номенклатура – это способ описания биологического разнообразия в неком одномоментном срезе через «ветвящиеся» филумы. Будучи средством номинации (обозначения) таксонов путем присвоения им названий, таксономическая номенклатура представляет собой специальный язык, который, как и любой другой язык, по необходимости дискретен. С помощью этого дискретного языка мы пытаемся опи-

---

[1] В сб. Проблемы вида и гибридизация у позвоночных (ред. Е.Н. Панов, П.С. Томкович). Сб. трудов Зоол. музея МГУ, 1993, т. 30, М.: Изд.МГУ

[2] Цит. по: А.Е. Гайсинович, 1988: 59

сать континуальные процессы эволюции, что можно сделать, лишь сильно огрубляя и упрощая истинное положение вещей. Попытки создания бесконечно дробных классификаций, стремящихся к точному копированию структуры биологического многообразия, естественным образом оказываются невыполнимыми. Гибридизация в ее разнообразных, подчас весьма неожиданных и динамичных проявлениях, становится как бы дополнительным источником непредсказуемых возмущений в подлежащих описанию структурах. В частности, она может создавать континуальность там, где по ряду соображений предвиделась дискретность.

Следствием всего этого является, во-первых, дискомфорт исследователя, осознающего все несовершенство своих описаний и классификаций, и, во-вторых, появление множества точек зрения относительно реальности, границ и числа таксономических категорий. Отсюда и весь тот круг вопросов, которые создают обозначенный выше спектр проблем номенклатурно-таксономического плана. Нетрудно видеть, что проблемы эти не столько содержательные, сколько терминологические и лингвистические (проистекающие из самого факта использования разных языков описания разными исследователями и целыми научными школами). Соответственно, и способы решения таких проблем должны основываться на формально-логическом, семантическом и лингвистическом анализе алгоритмов описания реальности, используемых противоборствующими сторонами. Поэтому в настоящей работе я счел нужным начать именно с этих проблем – следуя метафоре, гласящей, что «имена надо изучать раньше вещей» (Милль, 1914).

Ко второй группе проблем, порождаемых явлением гибридизации, относятся такие, в которых ставится задача расшифровать саму сущность процессов сингенеза. Речь здесь идет о принципиальной возможности объединения двух или более функциональных систем в рамках единой системы без потери ее «работоспособности» и о тех следствиях, к которым может привести такое объединение. Иными словами, проблема сингенеза в известном смысле выходит за рамки чисто биологической тематики и приобретает общепознавательный, методологический и философский характер. В рамках такого подхода нам следует понять, каковы необходимые и достаточные условия интеграции первоначально уникальных систем в составе единого целого, какие этапы проходит новая «дочерняя» система в процессе своего становления, каковы принципы ее функционирования на том или ином этапе и т.д. Важно подчеркнуть, что закономерности, которые нам предстоит выявить на этом пути, в принципе могут быть описаны с применением разных языков науки (таких, на пример, как язык структурализма либо теории систем), в том числе и с помощью так или иначе модифицированного языка таксономии. Этим проблемам содержательного плана будет посвящена вторая часть работы (разделы 4–10).

12.1. Логика классификации и конфликт между морфологической и биологической концепциями вида

В зоологии проблема сингенеза становится нетривиальной[3] в том случае, если исходные «материнские» формы, имеющие тенденцию к объединению друг с другом через гибридизацию, позволительно рассматривать в качестве уникальных системных образований. Это значит, что они различаются не в отдельных деталях, а по существу. На вопрос, какие же различия следует считать существенными, люди пытались ответить еще на заре развития философии и науки. По мнению античных философов-схоластов, существенные различия между двумя классами объектов – это различия по неопреде-

[3] Тривиальным случаем принято считать гибридизацию между «подвидами» (при отсутствии, однако, сколько-нибудь устойчивых представлений о том, что такое «подвид»).

ленно большому, не перечисляемому количеству свойств и признаков. Именно в этом контексте возникло понятие «вид», первоначально, по-видимому, как чисто логическая категория (Любищев, 1972). Комментируя взгляды схоластов, Дж.С. Милль (1914) писал, что их виды – как универсальная категория в любой классификации – это классы объектов, «…отделенные друг от друга неизмеримой бездной, а не простым рвом, у которого видно дно».

Эти представления так или иначе нашли свое продолжение в морфологической концепции вида, согласно которой «разновидности» (подвиды, географические расы) различаются немногими, чисто поверхностными признаками, а виды – множеством взаимообусловленных свойств. Вопреки мнению о несостоятельности этой концепции (Майр, 1968), она по сей день является главной (а для некоторых групп животных – единственной) путеводной нитью в мире биологического многообразия (см., например: Рьюз, 1977; Cracraft, 1983). Более того, сегодня эта концепция способна укрепить свои позиции за счет привлечения сравнительных данных, получаемых методами цитологии, физиологии, этологии и др.

Коль скоро выясняется, что две близкородственные формы разнятся не только чертами внешнего облика, но также структурой белков, особенностями кариотипов, поведенческими характеристиками и экологическими предпочтениями, то перед нами как раз те самые таксоны, несходство между которыми имеет системный характер. И если такие общности проявляют тенденцию к интеграции (через гибридизацию), то они оказываются идеальными объектами для изучения процессов сингенеза.

Сознательно либо интуитивно следуя обрисованным выше общим идеям классификации, зоолог-практик склонен воспринимать такие таксоны в качестве «видов». Однако в канве господствующей сегодня «биологической концепции» последние не вправе получить этот статус, поскольку связаны друг с другом потоками генов. Выход из этого противоречия (являющего собой типичный пример терминологической головоломки) видят в том, чтобы назвать интересующие нас общности «таксономическими видами» (см. Грант, 1980).

Нетрудно видеть, что в подобной ситуации процедура оконтуривания границ вида перестает быть естественной и самоочевидной. Постулаты биологической концепции, налагающие запрет на гибридизацию между «биологическими видами», часто ведут к логически непротиворечивым, но биологически абсурдным решениям, которые никак не согласуются с представлениями специалиста по данной группе об объеме и границах входящих в нее «видов».

Чтобы разобраться в том, в какой мере возникающие здесь сложности объективно оправданы, а в какой – искусственно созданы довлеющими над сознанием догматами, необходимо обратиться к логическим основаниям биологической концепции вида, сравнив ее с другими существующими сегодня концепциями вида.

12.2. Критерий репродуктивной изоляции в биологической концепции и в других концепциях вида

В своей борьбе с морфологической концепцией вида (необоснованно уподобляемой некой разновидности «типологического подхода») лидеры биологической концепции пришли к утверждению о сугубо подчиненном характере критерия морфобиологической уникальности таксона, по сравнению с критерием репродуктивной изоляции. По словам Э. Майра (1968), «виды определяются не различиями, а обособленностью». В результате сложилась устойчивая тенденция искать в природе непроницаемые границы, игнорируя или оставляя на будущее все то, что происходит внутри этих границ, сколь бы сильно ни

Рис. 1. Логика исследовательской программы в биологической концепции вида (объяснения в тексте).

различались между собой популяции, заключенные в такой надежной ограде. Внедрение представлений о «большом» политипическом виде привело к тому, что задача упорядочения таксономической номенклатуры затмила собой интерес к динамике микроэволюционных процессов, которые имеют место на стыках резко дифференцированных популяций, слагающих политипический вид. В итоге мы сегодня располагаем в отношении феномена «межвидовой» гибридизации непомерно большим арсеналом чисто спекулятивных конструкций и очень малым запасом фактических данных.

Костяк исследовательской программы, вытекающей из биологической концепции вида, удобно проанализировать на блок-диаграмме (рис. 1).

Логика этих исследований во многом продиктована заказом со стороны практической систематики. Одну из главных заслуг биологической концепции Э. Майр (1947) видит в том, что она упрощает описание многообразия. «В результате принятия современной биологической концепции вида, основанной на принципе географического замещения, – пишет он, – последовало *исключительное упрощение* системы всех тех групп, в которых ею неуклонно пользовались» (С. 231; курсив мой – *Е.П.).* Коль скоро эти прагматические задачи определяют, как я полагаю, базис всей программы, изучение реальных ситуаций стало рассматриваться большинством исследователей прежде всего как средство для установления таксономического ранга форм, взаимодействующих друг с другом в зонах их контакта. Эта линия исследований показана на рис. 1 толстой стрелкой.

Несравненно меньше внимания уделяется прогнозу развития исследуемой ситуации во времени. Соответственно практически неразработанными остаются теоретические принципы такого прогноза. Достоверно установленные факты интенсивной гибридизации между заметно дивергировавшими формами (которые даже сторонники биологической концепции неохотно вынуждены признать «видами»)[4] не нарушают уверенности неодарвинистов в исключительной монополии дивергентной эволюции. Наиболее вероятным исходом ныне идущих процессов межвидовой гибридизации (неожиданным образом признаваемой в рамках концепции) считают восстановление генетической обособленности родительских видов за счет «совершенствования изолирующих механизмов» через избирательную элиминацию гибридов. Допускаются отдельные случаи «слияния» видов, но рассматриваются они как явные аномалии, обязанные преимущественно или исключительно антропогенным факторам. В силу всего сказанного вопрос о значимости ретикулярной эволюции посредством гибридогенного видообразования снимается сам собой: эволюционные последствия могут иметь лишь процессы гибридогенной интеграции ниже видового уровня. «Современные неодарвинисты, – пишет А.А. Любищев (1982. С. 101), – признают существование ретикулярной эволюции лишь в рамках менделевских скрещиваний. Фактически они принимают два сорта эволюции: микроэволюцию ретикулярную и макроэволюцию дивергентную, но ретикулярная эволюция ими мыслится в чисто внутривидовых масштабах».

Поскольку межвидовая гибридизация в рамках биологической концепции вида есть либо логический нонсенс, либо аномальное исключение из общего правила, возникает необходимость совместить эти представления с обилием в природе случаев гибридизации между заметно дивергировавшими формами, интуитивно воспринимаемыми в качестве «видов». Для таких ситуаций в биологической концепции вида зарезервирована невидимая лазейка, куда с «черного хода» пропускают морфологическую концепцию вида. Постоянная потребность в последней со стороны биологической концепции отражена в понятии «пограничные случаи». Сюда относятся такие формы, которые по характеру своих пространственных отношений (аллопатрия, парапатрия) могут рассмат-

---

[4] В этих случаях даже самые убежденные приверженцы биологической концепции вида руководствуются, по существу, «морфологическими» представлениями о виде.

риваться как подвиды, а по степени морфологической дивергенции – как «хорошие виды» (Майр, 1947).

Влияние морфологической концепции на сознание систематика (в том числе и принадлежащего к сторонникам биологической концепции) настолько сильно, что он не решается понизить статус таких форм ниже видового без специальных оговорок. Для оправдания этой процедуры в биологической концепции вида предложена целая система понятий, на основе которой таксономический ранг гибридизирующих форм устанавливается исходя из оценок размаха гибридизации (Short, 1969a). Это своеобразный компромисс, согласно которому безоговорочно отказывают в видовом статусе лишь тем формам, в зонах вторичного контакта которых гибриды составляют практически 100% смешанной популяции (по выдвинутому правилу – более 95%). Такие таксоны предложено считать подвидами либо «мегаподвидами», если они резко дифференцированы морфологически и распадаются на хорошо диагносцируемые географические расы (Amadon, Short, 1976). Если размах гибридизации ниже и варьирует в пределах 11–95% (по концентрации гибридов), взаимодействующие формы не признают «биологическими видами», а обозначают как «таксономические виды» (по другой терминологии – «полувиды»). К числу «биологических» («хороших»?) видов позволено относить формы, размах гибридизации между которыми не превышает 10%. Это, бесспорно, еще одна серьезная уступка морфологическому взгляду на «вид», довольно плохо согласующаяся с его определением в рамках биологической концепции.

Следует также заметить, что при всей кажущейся строгости рассмотренных рекомендаций, оперирующих *количественными* показателями, при ближайшем рассмотрении они оказываются чистейшей фикцией. Дело в том, что оценить концентрацию особей гибридного происхождения с точностью до 5–10% практически невозможно, так как значительная часть из них фенотипически неотличима от особей родительских форм (Picozzi, 1976)[5]. А подсчет выявляемых промежуточных («гибридных») фенотипов не дает возможности установить интенсивность потока генов, т.е. истинную меру интеграции родительских генофондов. К тому же получаемые оценки концентрации гибридных фенотипов будут различными при использовании разных методов анализа (например, традиционных и «генетических» – Morgan et al., 1984) и при изучении разных пар гибридизирующих форм. Эти оценки, в частности, окажутся сильно заниженными в случае гибридизации форм, различающихся слабо выраженными диагностическими признаками и (или) малым их числом (Панов, 1986). Иными словами, эти оценки не могут служить стандартной основой таксономического ранжирования.

Пренебрегая всеми этими соображениями и декларативно принимая границу «допустимой для видов» гибридизации на уровне 10%, приверженцы биологической концепции отчасти преуспевают в том, чтобы уменьшить число случаев, не согласующихся с аксиоматикой этой концепции. По Э. Майру (1968: 343), «Вторичное слияние двух первоначально изолированных подвидов – явление, конечно, обычное у птиц. Таким образом, большинство примеров так называемого слияния видов на самом деле представляет собой скрещивание подвидов, необдуманно названных видами». Такая замена терминов («подвид» вместо «вид») не вызывала особых возражений, если бы она не влекла за собой резкого смещения содержательных установок. Суть этого смещения в том, что биологически нетривиальная ситуация (генетическая интеграция общностей, различающихся всей суммой морфологических, этологических и экологических свойств)

---

[5] По данным этого автора, в зоне гибридизации черных и серых ворон («проблемные виды» *Corvus corone* и *C. cornix*) в Шотландии в потомстве пар, состоящих из фенотипически «чистых» *corone,* присутствует до 38% фенотипических гибридов, а в потомстве пар «фенотипический гибрид» × «фенотипически чистые» *corone* либо *cornix* до 21% особей имеют «чистый» фенотип *corone* (см. также Блинов и др., 1993).

низводится до уровня обыденного случая гибридизации между популяциями ранга подвидов, находящимися на зачаточных стадиях дивергенции и различающимися лишь отдельными второстепенными признаками (например, тоном окраски).

Предлагаемая Э. Майром процедура понижения статуса гибридизирующих популяций, «необдуманно названных видами», до ранга «подвидов» неудовлетворительна также и в формально-терминологическом плане. В частности, здесь содержится явный намек на существование некоего хиатуса между категориями «вид» и «подвид», что полностью противоречит введенному самим же Э. Майром понятию «пограничные случаи». Изобилие таких пограничных случаев, которые, по словам этого автора, нельзя считать исключением (Майр, 1947), автоматически превращает оппозицию «вид или подвид», в которой эти категории дискретны и противостоят друг другу, в континуум «вид – пограничные случаи – подвид».

Нетрудно видеть, что уже само по себе признание реальности такого континуума таит в себе смертельную угрозу для биологической концепции вида. Ради ее спасения (по принципу привлечения аргументов *ad hoc*, задним числом – см. рис. 1) и предпринята попытка представить этот континуум в виде дискретного ряда: гибридизация на уровне до 10% – «виды», в границах 11–95% – «полувиды», при интенсивности свыше 95% – подвиды. Отныне качественная граница между «видом» и «подвидом» (отсутствие – присутствие гибридизации) заменяется количественной. А чтобы придать этой 10%-й границе характер качественной, вводятся новые, дополнительные, аргументы совершенно спекулятивного характера. Суть их в том, что при концентрации в смешанной популяции не более 10% гибридов они не в состоянии осуществить значимое перемешивание генных пулов родительских форм, которые остаются, таким образом, достаточно автономными биологическими системами.

Вся искусственность подобных построений более чем очевидна. Существенный их дефект заключается, помимо всего прочего, в недооценке динамичности процессов гибридизации и в связанной с такой недооценкой односторонности прогноза. Любопытно, что прогнозируется в подавляющем большинстве случаев восстановление *status quo* (дизруптивный отбор в пользу обеих родительских форм, якобы осуществимый через элиминацию гибридов), т.е. такой ход событий, который запрограммирован логической структурой биологической концепции, но недоказуем эмпирически. В то же время прямо противоположный ход событий – именно интенсификация гибридизации с преодолением «10%-й границы» и с лавинообразным развитием интрогрессии – практически не обсуждается в качестве прогнозируемого варианта, хотя именно этот вариант имеет множество эмпирических подтверждений.

Я имею в виду ситуацию с так называемыми «квазивидами» (Haffer, 1986), то есть с формами, репродуктивно изолированными в одних зонах перекрывания их ареалов и полностью утратившими свои границы (по типу «слияния видов») в других. Как станет ясно из примеров, приводимых ниже, генетическая автономность в такой паре «квазивидов» есть начальное состояние, а полная утрата ими самостоятельности – конечная стадия процесса. Вполне понятно, что на промежуточном этапе, при уровне 10%, процесс гибридизации не остановился и не пошел вспять, а развивался по линии интенсификации перемешивания генных пулов.

В итоге всего сказанного приходится признать, что попытки проведения количественных границ между таксонами могут удовлетворить лишь музейного каталогизатора, но не исследователя процессов микроэволюции. Формальное расчленение континуума «подвид – мегаподвид – полувид – вид» на конечное число неких отдельностей есть прагматически удобная фикция, но не решение сущностных проблем видообразования. Избегание скрещиваний с представителями других общностей, равно как и степень приспособленности гибридов не могут служить единственным (или даже наи-

более важным) критерием вида, если мы хотим установить границу между категориями «уже вид» и «ещё не вид».

На это неоднократно указывали великие натуралисты прошлого, отдавшие жизнь изучению гибридизации. «Нет никакого качественного различия между видами, расами и разновидностями, – писал в 60-х гг. прошлого века исследователь проблемы вида у растений Ш. Ноден. – Искать его (различие. – *Е.П.)* – значит гоняться за химерами. Все эти три объекта представляют одно и то же, и слова, претендующие на различение их, указывают лишь на *степень различий* между сравниваемыми формами» (курсив мой. – *Е.П.).* Ту же мысль проводит и Г. Мендель: «Насколько мало удалось провести резкую границу между видами и разновидностями, настолько же мало удалось доселе и установить существенное различие между гибридами видов и разновидностей»[6].

Приходится признать, что биологическая концепция вида не дала в этом плане ничего принципиально нового. Сконцентрировав внимание на упорядочении описания биологического разнообразия («упрощение системы») и указав попутно на феномен «пограничных случаев», она не уделила достаточного внимания процессуальному их изучению. Вопрос о возможной значимости ретикулярной эволюции за счет интеграции резко различных генофондов не был поставлен всерьез, поскольку сама эта идея противоречила основному постулату о первостепенной важности «охраны генофонда» (концепция изолирующих механизмов).

В результате феномен «межвидовой гибридизации» приобретает статус аномалии, нарушающей ожидания, продиктованные парадигмой биологической концепции вида (см.: Кун, 1975). Чтобы признать гибридизацию между резко различающимися формами значимым фактором эволюции, необходимо изменить весь строй понятий (парадигму) биологической концепции вида, к чему в данный момент не готовы ни идеологические ее лидеры, ни следующие ее принципам систематики-практики, для которых признание естественности межвидовой гибридизации означает ломку всех привычных таксономических конструкций.

Положение могло бы показаться безвыходным, если бы параллельно с биологической концепцией вида не существовало иных представлений о виде, по сути дела ничем не уступающих ей (рис. 2). Общая черта этих воззрений – менее жесткие, чем в биологической концепции, и не столь категоричные, критерии вида. Во всяком случае, критерий репродуктивной изоляции ни в одной из них не имеет решающего значения, что уже само по себе позволяет избежать множества терминологических трудностей и неувязок, на которые постоянно натыкается биологическая концепция в вопросе о границах вида.

Имеются в виду системы взглядов, обозначаемые как «филогенетическая», «эволюционная» и «зоогеографическая» концепции вида. Сравнительный их анализ дан в недавнем обзоре Ю. Хаффера (Haffer, 1986). Здесь я лишь коротко суммирую его выводы, особо акцентируя вопрос о месте критерия репродуктивной изоляции в рамках каждой из этих концепций.

Программой направления, развиваемого под флагом «филогенетической концепции вида», является изучение морфологической дифференциации и динамики пространственных отношений на ранних этапах формообразования. Объектом этих исследований служат хорошо диагносцируемые популяции, относительно которых можно предполагать, что они в ходе своей истории приобрели собственные уникальные признаки («апоморфные признаки» по терминологии кладизма). Каждая популяция с уникальным набором признаков, полученных от своего предка и самостоятельно приобретенных, рассматривается как «филогенетический вид». Критерием его будет, таким образом, фенотипическая уникальность. Критерий репродуктивной изоляции неприемлем по самой

---

[6] Обе цитаты из работы А.Е. Гайсиновича (1988).

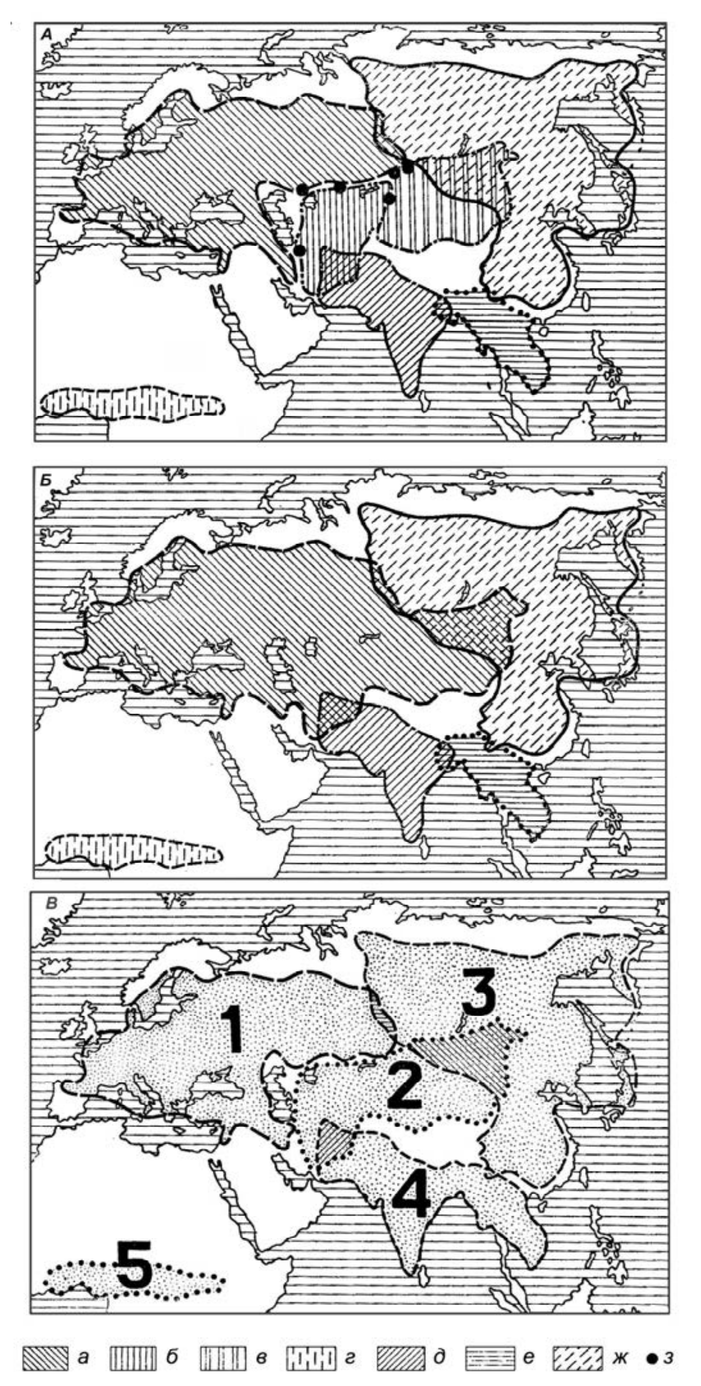


Рис. 2. Таксономическая структура группы мелких палеарктических сорокопутов р. *Lanius* с позиций эволюционной (А; 7 видов), биологической (Б; 5 видов) и зоогеографической (ее «эволюционно-морфологический вариант» – В; 1 вид, 5 секторов) концепций вида: *а – collurio* (1 в позиции «В»); *б – phoenicuroides*; *в – isabellinus* (*б* + *в* = 2 в позиции «В»); г – *gubernator* (5 в позиции «В»); *д – vittatus*; *е – collurioides* (*д* + *е* = 4 в позиции «В»); *ж – cristatus* (3 в позиции «В»); *з* – зоны гибридизации (по: Panow, 1983 (*А*), Vaurie, 1955 (*Б*), Eck, 1973 (*В*).

сути программы, направленной на анализ эволюционных событий «внутри» больших политипических видов. Иными словами, единицей эволюции здесь считают общности, соответствующие в целом «подвиду» в понятиях биологической концепции (подробнее см.: Cracraft, 1983). Перед нами, по существу, морфологическая концепция вида, обогащенная динамизмом эволюционного подхода.

К филогенетической концепции вида во многом близка эволюционная концепция. «Эволюционный вид» рассматривается как филум, имеющий собственную историю и собственную эволюционную тенденцию. Несколько общий характер этого определения наводит на мысль, что речь здесь идет о более широкой временной перспективе, нежели при обсуждении истории «филогенетического вида». Это вполне объяснимо, если учесть, что эволюционная концепция была впервые предложена палеонтологом (Simpson, 1951). Отсюда, вероятно, и не столь настойчивое акцентирование критерия репродуктивной изоляции, во многом не совместимого с идеей генеалогической преемственности видов во времени (Степанян, 1983). В рамках эволюционной концепции даже широко гибридизирующие популяции в определенных случаях рассматриваются в качестве самостоятельных «эволюционных видов». Таковы, в частности, «мегаподвиды» (как их понимают в биологической концепции), связанные друг с другом узкими гибридными зонами. Считается, что уникальность каждой такой общности сохраняется вопреки существующим между ними потоку генов. В качестве «эволюционных видов» рассматриваются также гибридизирующие формы, не имеющие ближайшего общего предка (т.е. формы, которые, не являются «сестринскими»), вне зависимости от того, насколько интенсивна гибридизация между ними.

Что касается третьей концепции вида, в известном смысле противостоящей биологической концепции – именно концепции зоогеографической, то она выступает в нескольких близких друг другу модификациях. Ю. Хаффер относит сюда категорию «надвида», состоящего нередко из нескольких репродуктивно изолированных аллопатрических (алловиды) или парапатрических (паравиды) «биологических видов». Другая модификация идеи зоогеографического вида – это так называемый «круг форм» (Formenkreis), который может включать в себя наряду с географически викариирующими (репродуктивно изолированными, либо гибридизирующими) формами также частично симпатричные «биологические виды». Резко дифференцированные морфологически компоненты такого «круга форм» рассматриваются как «секторы» независимо от того, гибридизируют ли они в зонах контакта либо сохраняют свою генетическую замкнутость в условиях аллопатрии, парапатрии или частичной симпатрии (см. рис. 2*В*). В ее современном варианте идея «круга форм» воплощена в так называемой «эволюционно-морфологической концепции вида», в рамках которой «вид» представляет собой нечто вроде подрода традиционной систематики. Свою задачу сторонники последнего направления видят в изучении путей автогенетических преобразований некоего исходного архетипа. Нетрудно видеть, что границы зоогеографического вида оконтуриваются без учета того, будет ли он объединением скрещивающихся или репродуктивно изолированных общностей. Единственным критерием «вида» здесь служит его *широкая симпатрия* с другими родственными формами.

Из всего сказанного становится очевидным, что представления о виде как о необратимо замкнутой генетической системе не есть откровение свыше. Это всего лишь одна из возможных теоретических систем, которой противостоят другие, не требующие в рамках поставленных ими задач безоговорочного принятия критерия репродуктивной изоляции. Следует подчеркнуть также, что научную значимость разных концепций вида имеет смысл сравнивать не в понятиях «правильно-неправильно», а с точки зрения логической непротиворечивости теоретических установок, научной значимости поставленных задач и меры эффективности подходов, избранных для решения этих задач.

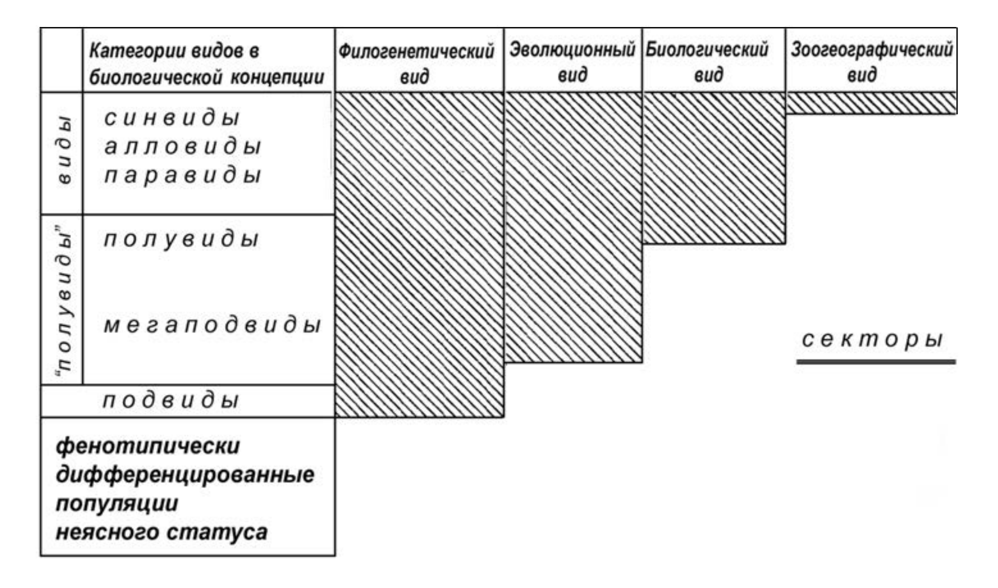


Рис. 3. Нижняя граница вида в разных концепциях вида (относящиеся к «виду» заштриховано) (по Haffer, 1986, с изменениями).

В результате циркулирования в научном сообществе идей, порожденных разными концептуальными схемами, мы постоянно вынуждены выбирать между теми или иными «стандартами» вида. Обычно при этом речь идет о «широком» и «узком» понимании вида. На основе сказанного выше эту простую оппозицию можно точнее выразить в виде четырехчленной градации. Наиболее узкое понимание вида принадлежит «филогенетической» концепции, в рамках которой «нижняя граница вида» (Haffer, 1986) проводится таким образом, что в качестве видов рассматриваются хорошо дифференцированные «подвиды». «Эволюционная концепция» отказывает в видовом статусе «подвидам», но включает в число видов «мегаподвиды» и «полувиды» («таксономические виды»). В биологической концепции граница вида проводится еще выше, поскольку «полувидам» отказано в статусе полноценных «биологических видов». И наконец, самую широкую трактовку вида дает «зоогеографическая концепция», допускающая объединение в пределах вида нескольких репродуктивно изолированных друг от друга «биологических видов» (подробнее см.: Haffer, 1986; рис. 3).

12.3. Аномальный характер понятия «межвидовая гибридизация» в рамках биологической концепции вида

Как мы могли убедиться, существует целый ряд факторов социально-психологического плана, предопределяющих известную произвольность оконтуривания границ вида. К их числу относятся полуинтуитивное следование морфологическому пониманию вида, условность количественных оценок эффективности репродуктивной изоляции, многообразие «стандартов» вида и т.д. По существу, исследователь может повышать или понижать ранг таксона в соответствии со своими научными пристрастиями и со своей субъективной позицией. Еще Ч. Дарвин (1939. С. 303) писал по этому поводу, что при разрешении вопроса, следует ли известную форму признать за вид или разновидность, единственным руководящим началом является мнение натуралистов, обладающих верным суждением и большой опытностью.

Эта цитата в какой-то мере перекликается с уже знакомым нам высказыванием Э. Майра о том, что большинство примеров так называемого слияния видов на самом деле представляет собой скрещивание подвидов, необдуманно названных видами. По всей видимости, не существует никаких способов проверить справедливость этого утверждения, пока речь идет о таксонах, входящих в обширную категорию «пограничных случаев» (см. выше). Однако существуют и другие ситуации, когда натуралист при всем желании не решится отказать широко гибридизирующим формам в статусе «хороших» биологических видов. Таковы, в частности, случаи гибридизации между формами, отвечающими рангу видов по самому жесткому из всех возможных критериев (предлагаемому «зоогеографической концепцией вида») – именно по возможности их сосуществования в условиях широкой симпатрии.

Не отрицают реальности такого рода случаев даже наиболее последовательные приверженцы биологической концепции вида. В самом деле, говоря об ошибочности истолкования гибридизации между подвидами в качестве «межвидовой» гибридизации, Э. Майр не утверждает, что такая ошибка имеет место всегда. Он пишет: «в большинстве случаев». Однако и здесь, и во многих других рассуждениях Э. Майра и его последователей настойчиво акцентируется мысль о редкости, аномальности и эволюционной бесперспективности межвидовой гибридизации.

Перед нами типичный пример той конфликтной ситуации, которая возникает в науке при появлении фактов, не укладывающихся в систему основополагающих аксиом данной науки. Признать такие факты нормой, а не каким-то экзотическим исключением из установленных правил значило бы поставить под сомнение сами эти правила и покоящуюся на них логику существующих концепций и теорий. Такого рода чужеродные для теории факты, именуемые «аномалиями» (Кун, 1975), естественным образом встречают открытое или замаскированное противодействие со стороны приверженцев данной теории. Как пишет Т. Кун (1975. С. 107), эти ученые «…будут изобретать бесчисленные интерпретации и модификации их теорий *ad hoc* для того, чтобы элиминировать явное противоречие».

Целый ряд положений был выдвинут и биологической концепцией вида ради устранения бросающихся в глаза противоречий между пониманием вида как генетически замкнутой системы и неоспоримыми фактами широкой межвидовой гибридизации. Эти положения можно было бы назвать гипотезами, если бы существовала программа эмпирического тестирования данных положений. В действительности же все сводится к единичным попыткам проверки соответствия этих предположений реальному положению вещей, причем такие попытки начали предприниматься лишь в самые последние годы. Все это заставляет рассматривать тезисы, высказанные для защиты биологической концепции от аномалий «межвидовой гибридизации», как априорные постулаты.

Ниже я приведу лишь четыре таких постулата, чтобы далее оценить с привлечением имеющихся фактов меру их соответствия изученным случаям гибридизации птиц в природе.

1. Гибриды первого поколения от межвидовых скрещиваний в норме обладают пониженной приспособленностью, испытывают затруднения в приобретении полового партнера и обладают резко пониженной фертильностью либо вообще стерильны.

2. Если гибриды первого поколения все же фертильны, доля их в смешанной популяции столь мала, что они не способны осуществить сколько-нибудь значимый поток генов между популяциями родительских форм.

3. Если в данный момент гибридизация имеет заметный размах (концентрация гибридов разных поколений в пределах 10% от численности смешанной популяции), то следует ожидать уменьшения интенсивности гибридизации, но не расширения ее.

4. Причина межвидовой гибридизации (в частном случае – слияния видов) в нарушении естественных процессов под воздействием антропогенных факторов.

В задачу последующих разделов не входит полное опровержение всех этих положений. В относительно скудной, разрозненной литературе по естественной гибридизации птиц (и в несколько более полной – по их гибридизации в неволе) можно найти отдельные подтверждения справедливости перечисленных тезисов. Однако имеется также немало фактов, в той или иной степени противоречащих сформулированным постулатам. Полный обзор этих материалов приводится в другой работе (Панов, 1989). Здесь я ограничусь немногими примерами, ставящими под сомнение универсальность и всеобщность основополагающих положений биологической концепции вида.

12.4. Жизнеспособность и степень фертильности гибридов

Многочисленные эксперименты по межвидовой гибридизации птиц в неволе дают подтверждение жизнеспособности гибридов, которые в ряде случаев фертильны (Gray, 1958). В частности, среди гусеобразных (Anserilormes) известно 78 вариантов скрещиваний вид x вид, дающих плодовитое потомство, и среди них 11 межродовых и 8 межтрибальных (например, кряква *Anas platyrhynchos* × *Somateria mollissima*). В неволе получены также 5 вариантов тройных гибридов, в одном случае с участием 2 видов из одной трибы (*Netta rufina, Netta preposae*) и одного (*Anas platyrhynchos*) из другой (Scherer, Hilsberg, 1982). Скрещивания кряквы *A. platyrhynchos* и шилохвости *A. acuta* дали гибридов второго-четвертого поколений (Sharpe, Johnsgard, 1966).

Показанная в такого рода экспериментах потенциальная возможность межвидовых скрещиваний нередко реализуется и в природе. Помимо весьма многочисленных эпизодов так называемой «случайной гибридизации» имеет место также вполне регулярное скрещивание между симпатрическими видами. Например, среди гусеобразных в гибридизацию вступают относящиеся к разным родам канадская казарка *Branta canadensis hutchinsii* и белый гусь *Chen c. caerulescens.* К настоящему времени известно не менее 45 гибридов. В зимующих стаях канадской казарки они составляют 0.02–0.03%. К сожалению, взаимоотношения этих видов в период гнездования специально не исследовались. Тем не менее есть сведения о двух случаях успешного гнездования самцов-гибридов в парах с самками канадской казарки (Prevett, MacInnes, 1972).

Гораздо более массовый характер принимает гибридизация между семисимпатрическими белым гусем *Chen c. caerulescens* и гусем Росса *C. rossi* в смешанных колониях этих двух видов. К 1979 г. было описано 160 гибридов. Они плодовиты при скрещивании друг с другом и при возвратных скрещиваниях (по крайней мере, с гусем Росса). Механизм определения пола у гибридов не нарушен, соотношение в численности самцов и самок у них не отклоняется от нормы. Гибридизация, судя по всему, носит интрогрессивный характер и продолжает углубляться, ставя под угрозу существование гуся Росса (менее многочисленного) как уникальной генетической системы. Этот вид первоначально мономорфен – в отличие от белого гуся, имеющего два варианта окраски (белую и «голубую»)[7]. В конце 1970-х гг. все чаще стали встречаться «голубые» гуси Росса. Предполагается, что это особи гибридного происхождения, несущие фактор «голубой» окраски, полученной от белого гуся (Trauger et al., 1971; McLandress, McLandress, 1979). Перед нами пример так называемого «гибридогенного полиморфизма» (Панов, 1989), становление которого может быть косвенным свидетельством достаточно интен-

[7] Предполагают, что полиморфизм у снежного гуся возник в результате гибридизации двух первоначально самостоятельных видов – голубого белого гуся *Chen* (*Anser*) *caerulescens* (северо-восток Неарктики) и малого белого гуся *C.* (*A.*) *hyperboreus* (северо-запад Неарктики) (Meise, 1975; Cramp, Simmons, 1980).

сивного потока генов между родительскими формами. В таком аспекте этот случай особенно интересен, поскольку показывает возможность двухступенчатого «горизонтального переноса генов» у птиц в результате гибридизации: сначала от голубого к малому белому гусю (см. сноску), а затем от последнего – к гусю Росса.

Если говорить о потенциях гибридов в качестве агентов горизонтального переноса генов от одной формы к другой (о процессах интрогрессии), то здесь особенно интересны такие формы, которые, будучи в той или иной мере симпатричными, склонны сохранять свою автономность в силу существования достаточно эффективных прекопуляционных барьеров изоляции. Такие формы, весьма ограниченно гибридизирующие друг с другом, даже в системе понятий биологической концепции обладают статусом «видов». При этом выясняется, что гибриды между ними вполне жизнеспособны и плодовиты, так что увеличение их концентрации (по тем или иным причинам, см. ниже) поведет к интрогрессии и/или к слиянию видов.

Примером такой ситуации могут служить два вида поморников (южный *Catharacta maccormicki* и бурый *C. lonnbergi*), симпатричные в области перекрывания их ареалов на тихоокеанском побережье Антарктики. Они различаются по окрасочным и размерным признакам (включая сюда пропорции конечностей и клюва), деталями демонстративного поведения, особенностями социальной организации и биологией питания. Количество смешанных пар в 4–10 раз меньше, чем можно было ожидать в случае отсутствия ассортативного скрещивания. Из находившихся под наблюдением 28 птенцов-гибридов F_1 лишь один погиб, а 27 благополучно покинули гнезда. Последующая их выживаемость, по данным возвратов окольцованных особей, составляет 6%, при 3% для одного из родительских видов и 2% – для другого. Один из гибридов F_1 в возрасте 8 лет гнездился в паре с C. *maccormicki* и вырастил двух жизнеспособных молодых (Parmelee, 1988).

Успешное размножение гибридов между семисимпатрическими и симпатрическими видами документировано во многих случаях – у представителей 6 отрядов (Gruiformes, Galliformes, Falconiiormes, Charadriiformes, Columbiformes, Passeriformes) и 14 семейств (Gruidae, Phasianidae, Tetraonidae, Falconidae, Laridae, Sternidae, Alcidae, Columbidae, Paridae, Turdidae, Laniidae, Parulidae, Ploceidae, Fringillidae) (Панов, 1989). Есть данные о многократном размножении одной и той же гибридной особи (например, среди гибридов тонкоклювой *Uria aalge* и толстоклювой *U. lomvia* кайр и, вероятно, речной *Sterna hirundo* и розовой S. *dougallii* крачек – см.: Hays, 1975; Birkhead et al., 1986). Самец-гибрид между американскими золотокрылой и синекрылой червеедками *(Vermivora chrysoptera, V. pinus,* Parulidae) участвовал в размножении на протяжении 6 лет (Short, 1969).

Особо следует рассмотреть вопрос о репродуктивных потенциях гибридов между парапатрическими формами, гибридизирующими вдоль фронтов противостояния, соприкосновения или слабого перекрывания их ареалов. В биологической концепции им, как правило, отказывают в статусе полноценных видов, относя эти формы к категории «пограничных случаев» (см. раздел 2). Обычно такого рода формы рассматривают в качестве «мегаподвидов» или «полувидов». При этом принято говорить о том, что мегаподвиды «почти достигают статуса видов» (Amadon, Short, 1976), а полувиды можно трактовать как «таксономические виды». Один из аргументов, привлекаемых в подтверждение этих трактовок, состоит в том, что степень морфобиологической дивергенции гибридизирующих форм в подобных случаях настолько значительна, что эффективная интеграция их генофондов неосуществима, т.е. гибриды должны обладать пониженной жизнеспособностью и плодовитостью. Этим в свою очередь объясняют узость гибридных зон на стыках ареалов мегаподвидов либо полувидов, считая, что она обусловлена «отбором против гибридов», их избирательной элиминацией.

Справедливость подобной позиции становится предметом эмпирического анализа лишь в самые последние годы. В. Мур и В. Кениг (Moore, Koenig, 1986) исследовали

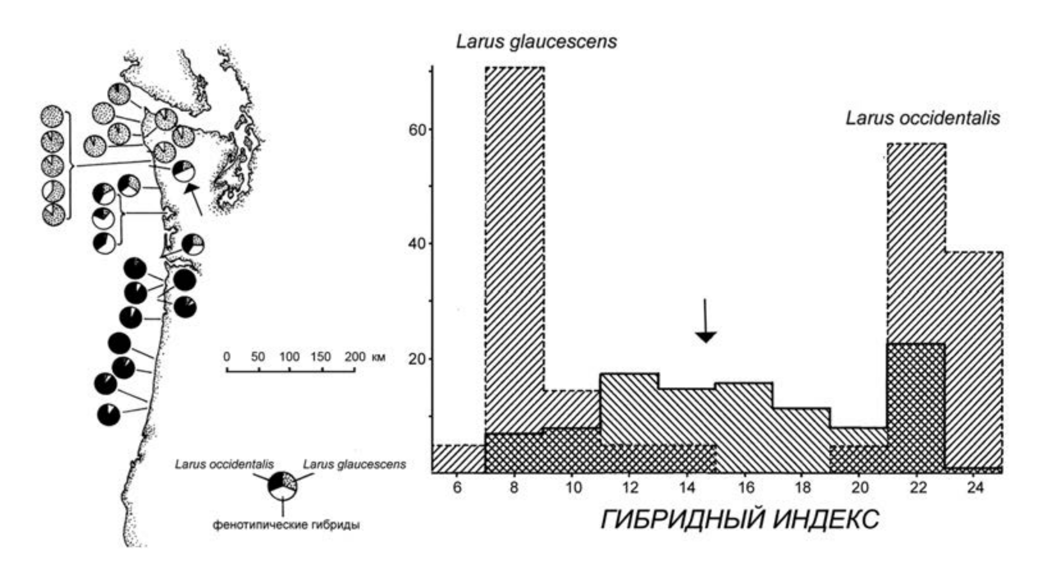


Рис. 4. Фенотипический состав гнездовых колоний в зоне гибридизации серокрылой *Larus glaucescens* и западной *L. occidentalis* чаек на северо-западе США *(А)* и частоты распределения экземпляров с разными значениями гибридного индекса в зоне гибридизации и за ее пределами *(Б): а* – фенотипы *glaucescens* (на гистограмме – значения гибридного индекса в Британской Колумбии, Канада); *б* – фенотипы *occidentalis* (на гистограмме – значения гибридного индекса в Калифорнии, США); *в* – гибридные фенотипы (на гистограмме – значения гибридного индекса в колонии, показанной стрелкой) (по Hoffman et al., 1978, с изменениями).

репродуктивный успех в разных вариантах скрещиваний на трансекте, пересекающем ареалы двух форм американских дятлов рода *Colaptes* (*auratus* и *cafer*) и находящуюся между ними гибридную зону. Оказалось, что в центре этой зоны, где до 95% особей имеют признаки гибридного происхождения, плодовитость не отличается от той, которая имеет место в ареалах родительских форм. Наблюдается лишь слабая тенденция к снижению репродуктивного успеха в парах типа «гибрид х гибрид». В целом речь может идти о «высоком репродуктивном успехе гибридов» (Moore, 1987). Отсюда напрашивается несколько важных следствий, одно из которых – реальная возможность эффективного объединения генофондов (по существу сингенеза) в случае гибридизации мегаподвидов, «почти достигших статуса видов».

Сходные результаты получены при изучении репродуктивного успеха в зоне перекрывания ареалов и гибридизации двух видов чаек – серокрылой *Larus glaucescens* и западной *L. occidentalis,* гнездящихся совместными колониями на северо-западе США (Hoffman et al., 1978). До момента обнаружения гибридизации эти чайки рассматривались в качестве «хороших видов»: они вполне дифференцированы морфологически и тяготеют к разным местообитаниям. В зоне контакта, по мнению авторов, сохраняется тенденция к ассортативному скрещиванию, но при этом доля фенотипических гибридов[8] колеблется в разных колониях от 29.4 до 63.3% (рис. 4). Показатели плодовитости в разных вариантах скрещиваний остаются примерно одинаковыми с тенденцией к увеличению репродуктивного успеха пар, включающих в себя гибридных особей. Все это дало повод к предложению (Ratti, 1984) объединить *L. glaucescens* и *L. occidentalis* в

[8] Следует помнить об условности этого подразделения гибридизации на «ограниченную» и «пространственно локализованную», поскольку возможны случаи ограниченной гибридизации в узколокализованной области.

один вид, что вряд ли приемлемо, ибо в таком случае в состав этого вида следовало бы включить почти все виды палеарктических «крупных белоголовых чаек» (*L. argentatus, L. glaucoides, L. thayeri, L. hyperboreus, L. schistisagus*), связанные друг с другом потоками генов (Панов, 1989).

Не обнаружено снижения репродуктивного потенциала и в зоне гибридизации двух видов каменок (плешанки *Oenanthe pleschanka* и испанской *O. hispanica*), различающихся не только по окраске, но также деталями формулы крыла, способами социальной организации и демонстративным поведением, в частности, особенностями песен (Панов, 1989). На этом примере удается реконструировать все стадии перерастания континуально изменчивой гибридной популяции в дискретно-полиморфную (с преобладанием особей одного из родительских фенотипов и с небольшой примесью фенотипов с признаками другого родительского вида).

12.5. Влияние ограниченной и (или) пространственно локализованной гибридизации на популяции родительских форм

Рассматривая влияние гибридизации на генетическую конституцию популяций родительских форм, имеет смысл разграничить два круга явлений. Под ограниченной гибридизацией я буду понимать здесь гибридизацию в зонах симпатрии родительских форм, оцениваемую по доле фенотипических гибридов в границах до (максимально) 10%. Пространственно локализованной я буду называть гибридизацию, имеющую самый различный размах (вплоть до полного исчезновения «чистых» родительских фенотипов) и локализованную при этом в узкой зоне вторичного контакта, несопоставимо малой по площади с ареалами родительских форм[9].

Принято считать, что в обоих случаях гибридизация не способна сколько-нибудь заметно повлиять на генофонды родительских форм (см. раздел 3, постулат 2) из-за пониженной жизнеспособности и (или) репродуктивной бесперспективности гибридов. До недавнего времени эти утверждения имели чисто декларативный характер, но сегодня мы располагаем некоторыми данными (пока, к сожалению, весьма немногочисленными), которые позволяют усомниться в универсальности рассматриваемого тезиса.

Если говорить об ограниченной «симпатрической» гибридизации, то здесь показателен уже упоминавшийся нами случай обмена генетическими материалами между гусями *Chen c. caerulescens* и *C. rossi.* В смешанных колониях этих гусей ежегодно производится на свет около 1.5 тыс. гибридов, что составляет около 0.15% от общей численности смешанной популяции (порядка 1 млн. особей, из которых лишь 3–4% приходятся на *C. rossi*) и около 4.5% от численности последнего вида (Trauger et al., 1971). При этом идет достаточно интенсивный процесс «встраивания» генов белого гуся в геном гуся Росса. По мнению авторов, производивших подсчет, речь может идти даже о поглотительной гибридизации, угрожающей генетической уникальности относительно немногочисленного гуся Росса.

Два вида североамериканских дятлов (мексиканский *Picoides scalaris* и Наттела *P. nuttallii*) ограниченно гибридизируют в узкой зоне перекрывания их ареалов площадью 160 × 40 км. К началу 70-х гг. было известно 44 гибрида (из них 8 предположительно F_1, прочие, возможно, потомки баккроссов и других вариантов скрещиваний). При этом, как полагает Л. Шорт (Short, 1971), даже столь ограниченная гибридизация оказывает заметное влияние на фенотипические характеристики популяций, находящихся за пределами зоны вторичного контакта. Влиянию гибридизации этот автор приписывает 10–30% изменчивости в аллопатрических популяциях мексиканского дятла и дятла Наттела.

Весьма показателен детально изученный случай гибридизации между средним *Geospiza fortis* и малым G. *fuliginosa* земляными вьюрками на о. Большой Дафне в Гала-

пагосском архипелаге. Эти виды симпатричны на многих Галапагосских островах, но на о. Б. Дафне регулярно гнездится только *G. fortis,* а особи G. *fuliginosa* систематически эмигрируют сюда с соседнего острова Санта-Крус. Здесь последние изредка гнездятся конспецифическими парами (6 случаев), но чаще – в парах с местными G. *fortis* (21 случай). Кроме того, зарегистрировано гнездование 5 пар с участием гибридов F_x (как самцов, так и самок). Хотя успех размножения при возвратных скрещиваниях ниже (30.0–36.4%), чем у чистых пар эмигрантов (51.7%) и у смешанных пар *fortis* x *fuliginosa* (до 51.2%), процессы интрогрессии достаточно интенсивны, чтобы оказать заметное влияние на фенотип популяции G. *fortis,* населяющей о. Б. Дафне. Эта популяция, в отличие от популяций данного вида с других островов, явно уклоняется в сторону *G. fuliginosa.* Компьютерные имитации показали, что для такого сдвига достаточно 10%-ой гибридизации на протяжении 7 поколений (20–35 лет), либо 1%-ой гибридизации за 70 поколений (Boag, Grant, 1984; Grant, 1986).

Разумеется, столь динамичное развитие процессов интрогрессии во многом обязано малому размеру популяции *G. fortis,* населяющей крошечный островок Б. Дафне (в разные годы от 200 до 1400 особей – Boag, Grant, 1984). В этом отношении ситуация резко отличается как от рассмотренных в начале этого раздела случаев «ограниченной симпатрической» гибридизации, так и от ситуаций, складывающихся в парапатрических гибридных зонах («пространственно локализованная» гибридизация).

Классическим примером такой гибридной зоны является область массовой гибридизации американских дятлов рода *Colaptes* (формы *auratus* и *cafer* – см. раздел 4). Ареалы этих форм занимают почти весь североамериканский материк (рис. 5).

Уже упоминалось о том, что в центральной полосе гибридной зоны фенотипические гибриды составляют до 95% популяции, а по существу, вероятно, все 100% особей имеют гибридное происхождение. Промежуточные (гибридные) фенотипы вполне обычны также и за пределами собственно гибридной зоны – в полосе так называемой «явной

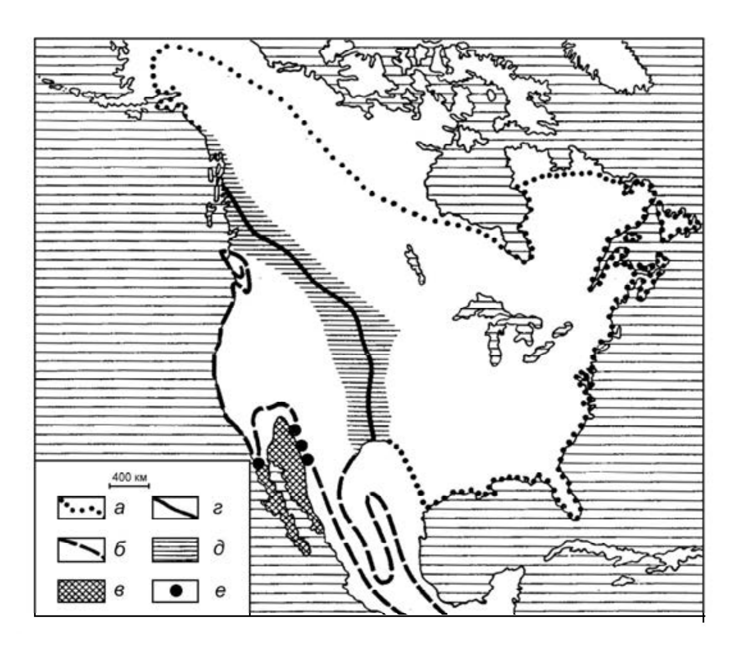


Рис. 5. Зоны контакта и гибридизации американских дятлов р. *Colaptes*: *а* – ареал формы *auratus*; *б* – ареал формы *cafer*; *в* – ареал формы *chrysoides*; *г* – центр гибридной зоны; *д* – полоса явной интрогрессии; *е* – скопления гибридов *cafer* x *chrysoides* (по: Short, 1972)

интрогрессии» (Meise, 1975), простирающейся на 80–160 км в глубь ареала *auratus* и на 250–1300 км в ареал *cafer.* Присутствие «чуждых» генов прослеживается на всем огромном пространстве ареалов обеих форм – до побережий Тихого и Атлантического океанов. Интересно, что признаки формы *auratus* выявляются даже у третьей формы *(chrysoides),* не контактирующей с *auratus,* но связанной потоками генов с формой *cafer.* Здесь мы вновь сталкиваемся со случаем своеобразной «двухступенчатой» гибридизации: (*auratus* × *cafer*) × *chrysoides,* несколько напоминающей ситуацию с белыми гусями и гусем Росса (см. раздел 4). Приблизительное представление о временных масштабах процессов интрогрессии в группе *auratus – cafer – chrysoides* дает гипотетический возраст становления гибридной зоны между первыми двумя формами, оцениваемый в 7.5–13 тыс. лет (Short, 1965, 1972; полный обзор источников см.: Панов, 1989). Хотя согласно устоявшемуся мнению эта гибридная зона остается стабильной, есть свидетельства продолжающегося ее расширения в Канаде (McGillivray, Biermann, 1987).

Аналогичная картина влияния узкой гибридной зоны на находящиеся за ее пределами популяции родительских форм описана для случая парапатрической гибридизации двух «проблемных видов» американских славок (Parulidae): миртового певуна *Dendroica coronata* и славки Одюбона *D. auduboni.* Предполагают, что 18–29% изменчивости в аллопатрических популяциях этих форм определяется притоком чуждых генов из гибридной зоны (Hubbard, 1969).

12.6. Реально ли ожидать «совершенствования» изолирующих механизмов в условиях начавшейся гибридизации?

Согласно третьему постулату, призванному в рамках биологической концепции вида оправдать логический парадокс «межвидовой гибридизации», такая гибридизация есть *временное* нарушение изолирующих барьеров. На следующей стадии гибриды, как полагают, избирательно элиминируются отбором, что должно привести к выработке изолирующих механизмов гораздо более эффективных, чем они были вначале.

Вместе с тем изучение реальных ситуаций показывает, что возможен совершенно иной сценарий развития событий. Замечательный пример быстрого углубления гибридизации, приведшего к локальному и, вероятно, необратимому слиянию видов, дают хронологически документированные взаимоотношения серебристой чайки *Larus argentatus* и бургомистра *L. hyperboreus* в Исландии (Ingolfsson, 1970, 1987). Начало вселения первого вида на этот остров, в ареал *L. hyperboreus,* датируется 1927–1928 гг. Несмотря на резкие различия между этими видами в этологических характеристиках (в особенности в вокализации – Goente, 1982), уже менее чем через 40 лет, в 1964–1966 гг. фенотипические гибриды составляли в смешанных колониях этих видов от 77 до 97%. Данные, полученные на протяжении последующих 20 лет, свидетельствуют о том, что ситуация здесь практически не изменилась[10].

Можно полагать, что столь быстрое исчезновение границ между видами объясняется в данном случае относительно замкнутым характером этой островной популяции чаек (о роли пространственной изоляции гибридных популяций в перерастании их в так называемые «скопления гибридов» см. ниже). Так или иначе, здесь мы видим как

[10] Согласно предварительным данным, величина кладки достоверно не различается при разных типах скрещиваний (как, вероятно, и размер выводка в момент вылупления). На основе данных по выживаемости птенцов в первые 1–4 недели сделано предположение о пониженном успехе птиц с фенотипом «*argentatus*» (гибридный индекс 6) и о повышенном – у особей с фенотипом «*hyperboreus*» (гибридный индекс 0). Нет указаний на снижение плодовитости и репродуктивного потенциала особей с промежуточными («гибридными») фенотипами. Средняя величина кладки у самок-«гибридов» (гибридные индексы 3–4) равна 2.8 (n = 10), у самок в парах с самцами тех же фенотипов – 2.7 (n = 17). Средняя величина выводка в первые дни после вылупления птенцов соответственно 2.2 (n = 10) и 2.0 (n = 17) (Ingolfsson, 1987).

бы конечное состояние процессов, начальные стадии которых можно наблюдать в других зонах симпатрии, не изолированных пространственно от основного массива родительских популяций. Единичные случаи гибридизации между *L. argentatus* и *L. hyperboreus* отмечены по всей области совместного обитания этих видов в северной Евразии (Ingolfsson, 1970; Кречмар, личное сообщение). Следующая стадия углубления гибридизации иллюстрируется ситуацией на севере Аляски, где фенотипические гибриды *L. argentatus smithsonianus* × *L. hyperboreus* составляют уже значимую часть смешанной популяции (4.4%, Spear, 1987). В Исландии эти процессы развития гибридизации достигают завершающей стадии «слияния видов».

Среди других ситуаций того же характера можно упомянуть о географической изменчивости размаха гибридизации двух видов гигантских буревестников (*Macronectes halli, M. giganteus;* Procellariiformes, Procellariidae) в Субантарктике. На островах Макуори и Марион эти виды, по существу, репродуктивно изолированы, хотя относительная малочисленность первого из них, казалось бы, благоприятствует межвидовой гибридизации. На о. Южная Георгия гибриды составляют уже 1.5%, тогда как на Фолклендских (Мальвинских) о-вах имеет место ситуация слияния видов (Burger, 1978; Johnstone, 1978; Cramp, Simmons, 1980; Hunter, 1987).

Пример с гибридизацией серебристой чайки и бургомистра в Исландии указывает на возможность очень быстрого перемешивания генофондов. Ярким примером тому может служить развитие гибридизации между кряквой *Anas platyrhynchos* и черной уткой *A. rubripes* в Северной Америке (рис. 6).

До конца XIX в. они были аллопатричны, но с 1900 г. началось быстрое расселение кряквы в ареал второй формы. Уже в 1964 г. кряква составляла в новых для нее районах восточных штатов 47% смешанной популяции. С 1964 г. до начала 80-х гг. доля гибридов в зоне симпатрии возросла с 2 до 55% (Панов,1989).

В силу того, что у уток пары формируются на зимовках (Brodsky, Weatherhead, 1984), процессы интрогрессии охватывают не только зону симпатрии, но и те популяции, ко-

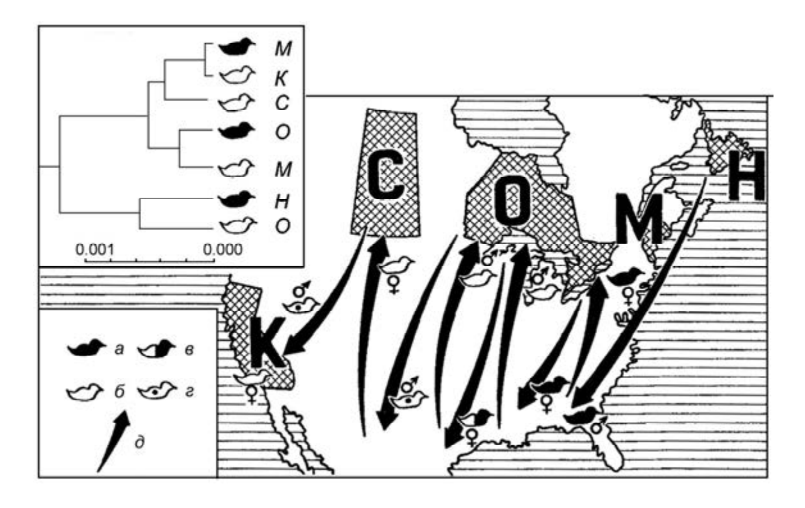


Рис. 6. Механизмы интрогрессии при гибридизации кряквы *Anas platyrhynchos* и американской черной утки *A. rubripes* в Северной Америке. На врезке генетические дистанции (по Нею) для популяций из разных регионов (К – Калифорния, С – Саскачеван, О – Онтарио, М – Мэн, Н – Ньюфаундленд; *а* – фенотип *rubripes*; *б* – фенотип *platyrhynchos*; *в* – гибрид F_1; *г* – гибрид F_1 х *platyrhynchos* (многие из них имеют фенотип кряквы); *д* – пути миграций на зимовки и на места гнездования. Объяснения а тексте (по Ankney et al., 1986, с изменениями)

торые находятся далеко за ее пределами. На рис. 6 показано, каким образом гены из чистой популяции *A. rubripes* в Ньюфаундленде всего за 5 лет могут оказаться включенными в генофонд популяции *A. platyrhynchos,* населяющей Калифорнию. Самец первого вида формирует пару с самкой своего вида и летит вслед за ней гнездиться в Онтарио. Их дочь на зимовках находит партнера-самца *A. platyrhynchos.* Самка-гибрид из потомства этой пары гнездится с селезнем кряквы, и т.д. В результате процессов интрогрессии генетические дистанции между популяциями разных форм оказываются меньшими, чем между популяциями одной и той же формы (Ankney et al., 1986).

Обнаруженное в ряде случаев отсутствие (частичное или полное) ассортативности скрещиваний в зонах гибридизации, равно как и достаточно высокие репродуктивные потенции гибридов делают маловероятным сценарий вторичного совершенствования изолирующих механизмов (Short, 1969b; Meise, 1975; Moore, 1987). Высокая скорость обмена генами между репродуктивными демами у птиц (в частности, в гибридных зонах – Grudzien et al., 1987[11]; Ingolfsson, 1987) теоретически должна способствовать разрастанию первоначальных очагов гибридизации. Косвенным, но весьма правдоподобным свидетельством неизбежности углубления гибридизации при достижении некоторой пороговой концентрации гибридов служит, на мой взгляд, существование категории так называемых «квазивидов» (формы, репродуктивно изолированные в одних районах совместного обитания и утрачивающие свои границы в других). Число «квазивидов» неуклонно растет по мере расширения наших знаний (Панов, 1989). Разумеется, процесс поступательного углубления гибридизации возможен лишь при отсутствии эффективных барьеров *посткопуляционной* изоляции, ибо именно они, а не прекопуляционные барьеры являются, как мы полагаем, критическим звеном репродуктивной изоляции у птиц. Стойкость посткопуляционных барьеров возможна лишь при существенном уровне генетической дифференциации, что, по всей видимости, не является правилом для близких видов птиц (см. раздел 10). Отсюда и достаточно высокая распространенность у птиц ситуаций, обозначаемых как «слияние видов».

12.7. Являются ли антропогенные факторы необходимой предпосылкой межвидовой гибридизации?

На этот вопрос, вероятно, следует ответить отрицательно, имея в виду довольно многочисленные случаи межвидовой гибридизации в Субантарктике и Антарктике, где сколько-нибудь существенное изменение человеком природных ландшафтов практически исключено. Речь идет об уже упоминавшейся гибридизации между поморниками *Catharacta maccormicki* и *C. lonnbergi* и между гигантскими буревестниками *Macronectes halli* и *M. giganteus.* Можно назвать и ряд других подобных ситуаций (Devillers, 1978; Devillers, Terschuren, 1978; Cox, 1980; Jouventin, Viot, 1985).

Особо стоит остановиться на случае своеобразной «множественной» гибридизации у китовых птичек рода *Pachyptila* (Procellariidae), описанном Дж. Коксом (Cox, 1980). Распространенная циркумполярно голубиная китовая птичка *Pachyptila desolata* и обитающая на Фолклендских (Мальвинских) о-вах и на архипелагах Крозье и Кергелен тонкоклювая китовая птичка *P. belcheri* симпатричны в последних двух регионах. С о. Кергелен ранее имелись сведения о полиморфизме первого вида. По мнению Дж. Кокса, здесь (и только здесь) имеет место широкая гибридизация между названными видами, причем «тонкоклювая морфа» *desolata* есть не что иное, как особи гибридного происхождения. На о-вах Крозье *desolata* широко гибридизирует с третьим видом – широ-

[11] По данным этих авторов, скорость обмена между репродуктивными демами в зоне гибридизации дятлов *Colaptes auratus* × *cafer* составляют 1.9–4.4 особи на генерацию.

коклювой китовой птичкой *P. vittata,,* распространенной циркумполярно в Субантарктике. Здесь сформировалась гибридогенная форма (*P.*) *salvini,* которая в свою очередь, по-видимому, гибридизирует с *P. belcheri* на о. Иль-дель-Ест. В результате всего этого на юге Индийского океана образовался гибридогенный комплекс с весьма широкой изменчивостью, затрагивающей в основном форму и размеры клюва (рис. 7).

В этом и во многих других случаях гибридизация имеет место в результате расселения видов в ареалы родственных им форм, причем процесс этот обычно трудно связать с действием антропогенных факторов. Один из магистральных путей расселения видов проходит, в частности, от юго-восточной оконечности Азии (п-ов Малакка) через Зондские о-ва и Новую Гвинею к Австралии и Новой Зеландии. В этом регионе описано много зон вторичного контакта и гибридизации. Только в историческое время здесь документировано расширение ареалов нескольких форм, вступивших в интенсивную гибридизацию с родственными им автохтонными видами (Braithwaite, ven Tets, 1975; Archibald, 1981; Pierce, 1984). В частности, как указывает П. Джонсгард (Johnsgard, 1983), журавль сарус *Grus antigone* начал вселяться из Новой Гвинеи в Австралию с 1964 г., а уже к началу 80-х гг. гибридизация его с австралийским журавлем *G. rubicundus* создала реальную угрозу генетической чистоте последнего вида.

Изменения ландшафтов человеком, строго говоря, не создают принципиально новых предпосылок гибридизации. Антропогенные воздействия лишь существенно ускоряют сукцессии ландшафтов и таким образом могут способствовать естественному процессу расселения видов со всеми вытекающими отсюда последствиями. Один из хоро-

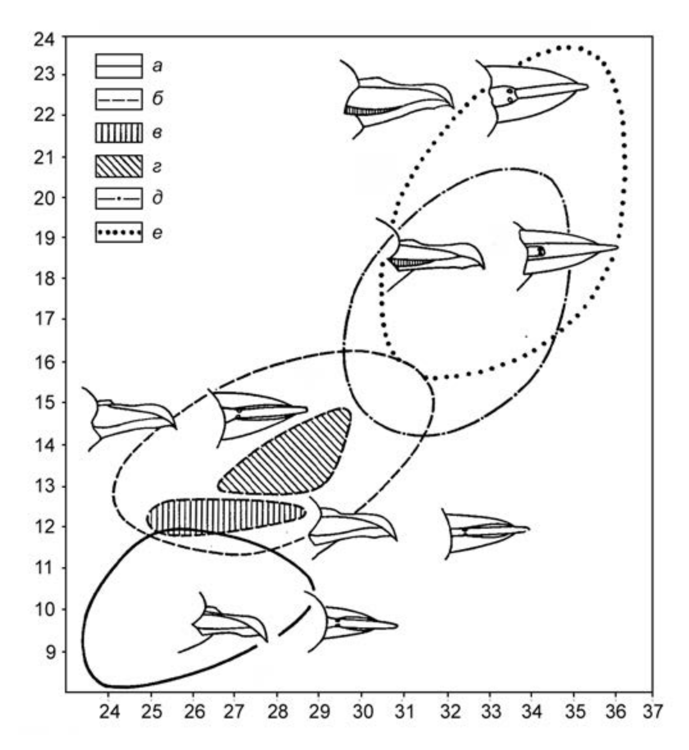


Рис. 7. Изменчивость величины и формы клювов внутри комплекса китовых птичек *Pachyptila* (Procellariiformes). По оси абсцисс – высота клюва, по оси ординат – ширина клюва. Размах изменчивости: *а* – *belcheri*, б – *desolata*, *в* – гибриды *belcheri* × *desolata* с о. Кергелен, *г* – птицы с того же острова, определяемые как типичные *desolata*, *д* – *salvini* (*desolatay* x *vittata*)*, е* – *vittata* (по Cox, J980; Slater, 1970).

шо документированных случаев такого рода раскрывает историю взаимоотношений двух видов американских червеедок – золотокрылой *Vermivora chrysoptem* с синекрылой *V. pinus* (американские славки Parulidae). Согласно материалам, обобщенным в работе Ф. Гилла (Gill, 1980), до середины прошлого века ареалы этих видов почти не перекрывались (рис. 8), но на рубеже XIX и XX веков началось быстрое расселение *V. pinus* в ареал *V. chrysoptera.*

Это был период становления крупных земледельческих хозяйств и разорения мелких фермеров. Брошенные разорившимися фермерами поля начали зарастать, что благоприятствовало расселению более лесолюбивой *V. pinus.* Увеличение области перекрывания ареалов сопровождалось гибридизацией, которая, однако, никогда не была

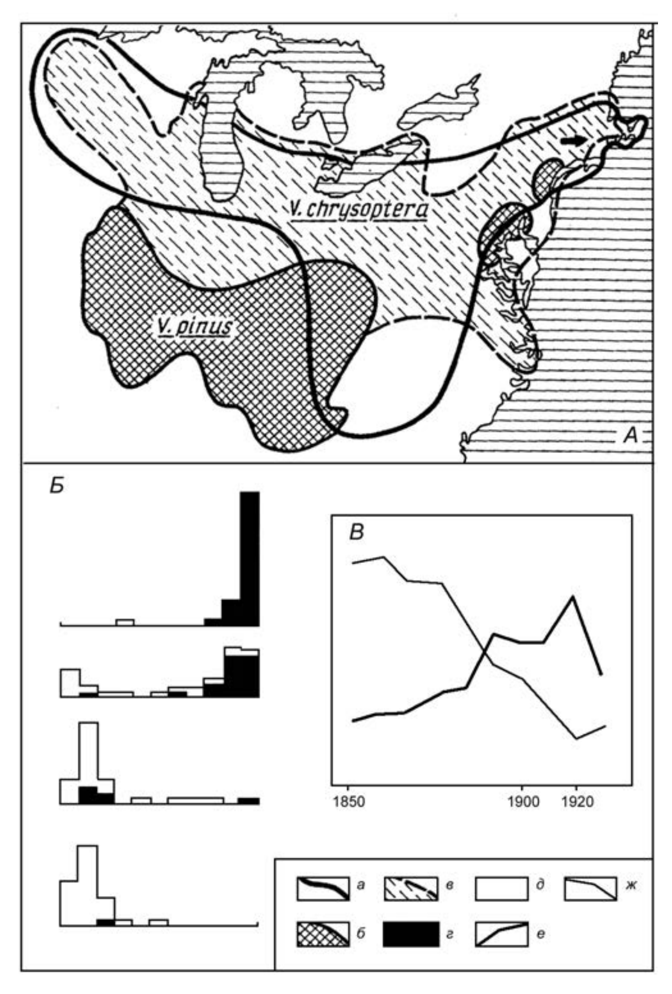


Рис. 8. Динамика взаимоотношений двух видов червеедок (Passeriiormes, *Vermivora*). А – увеличение зоны симпатрии в XX в.; *Б* – изменения в распределении значений гибридного индекса в популяциях северо-востока США (показаны стрелкой в позиции «А») в момент вселения *pinus* в ареал *chrysoptera* (верхняя гистограмма) и спустя 10, 35 и 45 лет; В – изменения местообитаний в штате Коннектикут (северо-восток США) в конце XIX – начале XX в. *а* – границы ареала *Vermivora chrysoptera; б* – ареал *V. pinus* до середины XIX в.; *в* – то же, в настоящее время; *г* – птицы с окраской головы, типичной для *chrysoptera*; *д* – то же, для *pinus; е* – площади, занятые редколесьем; *ж* – то же, с полями и пастбищами (по Gill, 1980, с изменениями и сокращениями).

массовой. Интенсивность ее оценивают в 5–10%, доля фенотипических гибридов не превышает 15%.

На гистограммах (рис. 8) показан фенотипический состав, популяций в штате Коннектикут в момент вселения сюда синекрылой червеедки и спустя соответственно 10, 35, 45 лет после начала гибридизации. Любопытным итогом этих процессов явилось как бы вытеснение синекрылой червеедкой второго вида. При этом синекрылая червеедка стала более изменчивой, включив в свой геном компоненты генома золотокрылой червеедки. Об этом говорит приобретение первым из этих видов полиморфизма по некоторым окрасочным признакам.

12.8. Разрушительные последствия искусственной интродукции видов в ареалы родственных им форм

Недооценка склонности птиц к межвидовой гибридизации ведет к преступной, по существу, практике интродукций. Именно она является тем антропогенным фактором, который создает угрозу существованию автохтонных видов как уникальных генетических систем. О возможных последствиях такого рода мероприятий легко судить на примере взаимоотношений австралийской черной утки *Anas superciliosa,* населяющей Австрало-Папуасскую область, с интродуцированной сюда кряквой *A. platyrhynchos.* В Австралию крякву интродуцировали во второй половине XVIII в. (не позднее 1789 г.). Здесь в настоящее время обитают в основном парковые популяции кряквы, которые тем не менее связаны потоком генов с «дикой» черной уткой. В начале 70-х гг. нашего века, по грубым подсчетам, последняя пока еще резко преобладала (83%) над кряквой (11%) и гибридами (6%) (Braithwaite, Miller, 1975).

Гораздо тревожнее ситуация в Новой Зеландии, куда кряква была интродуцирована еще в прошлом веке. Уже в конце 50-х гг. XX столетия она превышала местную черную утку по численности, а в период с 1977 по 1981–1982 гг. произошло резкое углубление гибридизации. Сейчас в районах, охваченных исследованиями, свыше 50% смешанной популяции составляют гибриды, а на долю фенотипов черной утки приходится менее 5% (Gillespie, 1985). Не исключено, что и эти последние в действительности также представляют собой отдаленных потомков гибридных скрещиваний, и в этом случае автохтонный вид практически прекратил свое существование в Новой Зеландии.

С 1964 г. особи с обликом кряквы и гибридов стали появляться примерно на одну тысячу километров южнее Новой Зеландии, на о. Макуори, где также обитает *A. superciliosa.* Число таких иммигрантов быстро увеличивается. Здесь в гибридизацию оказался втянутым еще один автохтонный вид – серый чирок *A. gibberifrons.* Наблюдали пару, состоявшую из самца – тройного гибрида и самки, объединяющей признаки кряквы и черной утки. Интересно, что эта пара имела при себе птенцов (Norman, 1986).

Все это, к сожалению, ничему не научило любителей «обогащения фаун». В последние годы крякву интродуцировали в Южную Африку, где началась гибридизация этого вида с местной желтоклювой уткой *A. undulata* (Milstein, 1979). Непоправимый вред генетической уникальности британской каменной куропатке *Alectoris rufa* нанесен ее гибридизацией с неоднократно ввозившимся в Англию кекликом *A. graeca* (Goodwin, 1986). Завезенная в Европу из Северной Америки канадская казарка *Branta canadensis* скрещивается здесь с местным серым гусем *A. anser* (Панов, 1989). Перечень такого рода случаев бездумного отношения к судьбе генофондов можно было бы продолжить.

Неожиданно оказалось, что угрозу генофонду природных популяций могут представлять облигатно синантропные популяции, насыщенные мутациями и гибридизирующие с местными домашними породами. Например, в восточном Казахстане городские популяции голубей, представляющие собой пеструю смесь сизого голубя *Columba*

livia с разнообразными одомашненными линиями, связаны интенсивными потоками генов с дикими популяциями сизого голубя. В итоге в этом регионе фактически уже не осталось генетически чистых популяций дикого сизого голубя. В результате гибридизации этого вида со скалистым голубем C. *rupestris* разрушается также и генофонд последнего (Березовиков, Щербаков, 1990).

12.9. Влияние пространственной изоляции на ход процессов сингенеза

В ходе ретикулярной эволюции очередной процесс формирования синтетической (гибридогенной) популяции может завершиться лишь при условии прекращения потока генов между ней и родительскими формами. Необходимая для этого пространственная изоляция между дочерней и родительскими популяциями (формами) может быть обеспечена в островных рефугиумах – будь то резко обособленные по своим условиям ландшафты (например, биоты высокогорий) или достаточно удаленные от других участков суши острова.

На рис. 9 показаны две разные стадии формирования гибридогенных популяций, условно именуемых «скоплениями гибридов» (Short, 1969a) в высокогорных ландшафтах.

Первый пример иллюстрирует локальную гибридизацию двух видов североамериканских синиц (*Parus atricapitlus, P. carolinensis*) в результате нарушения их биотопической сегрегации. Эти виды гнездятся в норме в разных высотных поясах. Проникновение связанной с меньшими высотами каролинской гаички *P. carolinensis* в верхний пояс леса ведет к становлению здесь локальных гибридных популяций с промежуточными морфологическими и поведенческими признаками (Tanner, 1952).

В высокогорьях Новой Гвинеи обитают две резко различные аллопатрические формы медососов (*Passeriformes,* Meliphagidae): медосос Белфорда *Melidectes belfordi* и арфакский белобровый медосос *M. leucostephes.* В результате расселения их навстречу друг другу в высокогорьях межареального пространства сформировалось 6 гибридогенных популяций, пространственно изолированных друг от друга и от обеих родительских форм (Mayr, Gilliard, 1952). Каждое из этих «скоплений гибридов» уникально фенотипически. Они представляют собой, вероятно, генетические общности с разными комбинациями задатков, полученных от родительских форм. Эти изоляты можно рассматривать уже в качестве достаточно автономных образований с собственными эволюционными потенциями.

Формирование генетически уникальных гибридогенных популяций на островах может происходить, как мы уже видели, за счет регулярной ограниченной иммиграции особей пришлого вида в ареал автохтонного (*Geospiza fuliginosa* × *G. fortis* – см. раздел 5) или массированной иммиграции нового для местной фауны вида (*Larus argentatus* × *L. hyperboreus* – раздел 6). Возможны и другие варианты островного сингенеза – например, за счет повторных инвазий (Baker, 1975). Особый случай представляет собой реколонизация острова двумя близкими видами после их предшествующего вымирания на этом острове. Этим путем шло слияние на о. Мангере (Чатемские о-ва) двух видов попугаев (*Cyanoramphus auriceps* и *C. novaezelandiae*), практически полностью репродуктивно изолированных в других районах их совместного обитания[12] (Taylor, 1975; рис. 10).

Эти попугаи вымерли в историческое время на о-вах Макуори и Лорд-Хау, а в 20–30-х гг. XX века они исчезли и с о. Мангере. Однако в 1961 г. началась реколонизация острова золотоголовым попугаем C. *auriceps.* Спустя 7 лет *C. auriceps* и краснолобый попугай *C. novaezelandiae* гнездились на острове в соотношении 1:4, но большую часть

[12] Единичные случаи гибридизации описаны на о-вах Окленд.

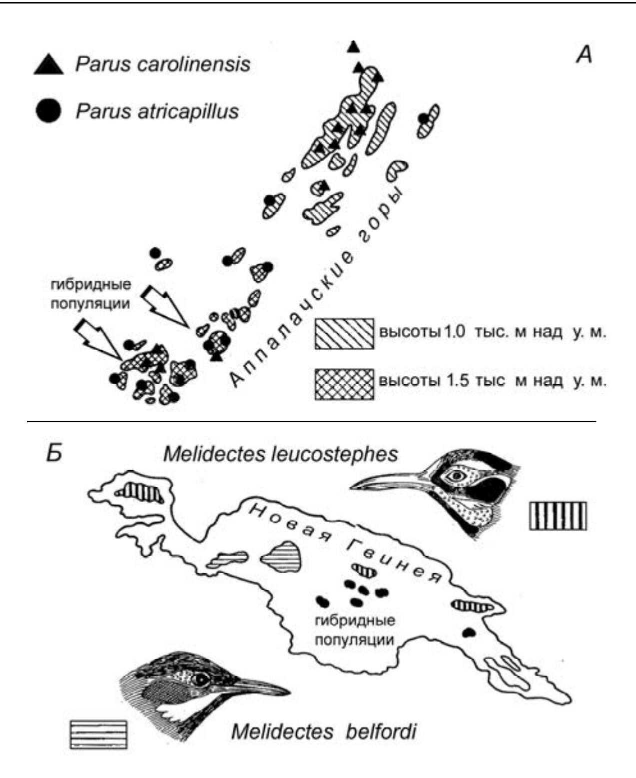


Рис. 9. Формирование локальных скоплений гибридов в высокогорьях при гибридизации синиц р. *Parus* в Северной Америке (*А*) и медососов р. *Melidectes* в Новой Гвинее (*Б*): (По: Tanner, 1952 (*А*), Mayr, Gilliard, 1952 (*Б*).

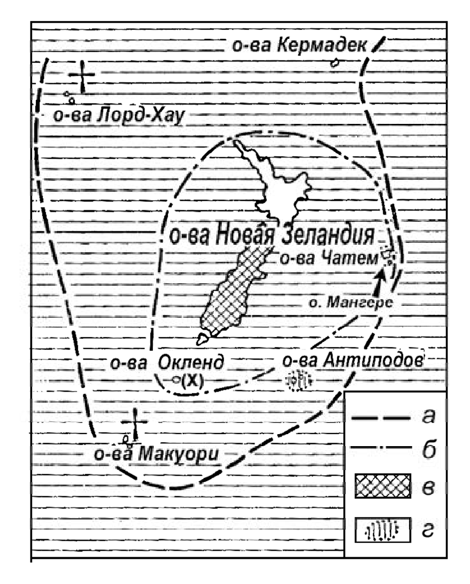


Рис. 10. Распространение попугаев р. *Cyanoramphus* в Новой Зеландии и на прилежащих островах: *а* – ареал *C. auriceps; б* – ареал *C. novaezelandiae* (крестами показаны острова, где оба вида вымерли, крестиком в скобках – район, откуда известны единичные гибриды между ними); *в, г* – ареалы близких им видов *C. malherbi* и *C. unicolor.* Объяснения в тексте (по: Taylor, 1975).

смешанной популяции составляли гибридные фенотипы. По имеющимся данным, сходный фенотипический состав сохранялся до 1973 г. По мнению Р. Тейлора, сейчас на острове идет поглотительная гибридизация, грозящая полным исчезновением местного *C. a. forbesi.*

Разумеется, при интерпретациях дальнейшей судьбы островных гибридогенных популяций необходимо учитывать возможность непрекращающегося ограниченного потока генов извне, со стороны чистых популяций пришлого родительского вида (см. Grant, 1986; Ingolfsson, 1987). Иными словами пространственная изоляция в этих случаях никогда не может быть абсолютной, хотя поток генов, вероятно, сдерживается в подобных случаях в большей степени, чем потоки генов между «скоплениями гибридов» и их родительскими формами на материке. Впрочем, строго говоря, почти все здесь относится к области гипотез, требующих эмпирической проверки.

12.10. Объективные предпосылки межвидовой гибридизации у птиц

До недавнего времени межвидовая гибридизация у птиц представлялась нонсенсом по двум основным причинам. Во-первых, отсутствовали конкретные данные о степени генетической дифференциации близких видов, которая *a priori* предполагалась (по аналогии с другими группами животных) достаточно высокой. Во-вторых, сильно преувеличивалась эффективность прекопуляционных барьеров изоляции – экологических (например, сегрегация по разным местообитаниям) и этологических. Предполагалось, что прекопуляционные барьеры уже сами по себе дают почти полную гарантию нескрещиваемости близких видов в природе, а при их «выходе из строя» генетическая несовместимость взаимодействующих видов быстро приводит к ситуации «репродуктивного самоуничтожения гибридов». Обе эти позиции, основополагающие для биологической концепции вида (и для синтетической теории эволюции в целом), в настоящее время требуют существенного пересмотра.

Как уже упоминалось ранее, экологические и этологические прекопуляционные барьеры между близкими симпатрическими видами не способны обеспечивать надежную репродуктивную изоляцию сколь угодно долго в отсутствие основательной генетической несовместимости этих видов (исключающей, например, плодовитость гибридов F_1 в обоих вариантах возвратных скрещиваний, а также фертильность потомков от этих скрещиваний). Данные, получаемые методом вычисления генетических дистанций, наводят на мысль, что это условие зачастую может не соблюдаться. Оказалось, в частности, что размах вариаций генетических дистанций в выборках по «хорошим видам» существенно перекрывает области варьирования генетических дистанций между подвидами и между локальными популяциями (рис. 11).

При условии, что получаемые нами данные о величине генетических дистанций адекватно отражают степень генетической дифференциации между теми или иными популяциями (таксонами), указанное обстоятельство предсказывает возможность широкой гибридизации между формами ранга видов. Приведенные выше примеры хорошо подтверждают это предсказание.

Интересно отметить также отсутствие однозначного соответствия между величиной генетических дистанций, разделяющих членов тех или иных анализируемых пар, и таксономическими рангами, которые присваивают этим генетическим общностям (рис. 12). Даже в том случае, когда таксономические ранги выводятся в соответствии с едиными формальными правилами (шкала концентрации гибридов с «точками перегибов» на уровне 10 и 95% – Short, 1969a; раздел 2), оказывается, что генетическая дистанция между подвидами-мегаподвидами (например, *Colaptes auratus – cafer, Dendroica coronata –*

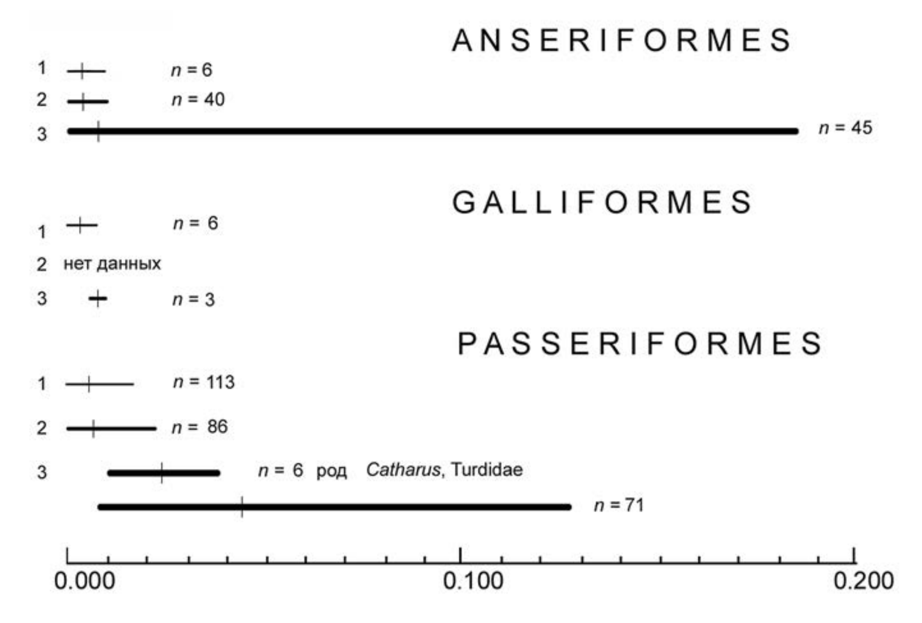


Рис. 11. Значения генетических дистанций (по Нею) для локальных популяций (1), подвидов (2) и видов (3) в трех отрядах птиц (по: Ankney et al., 1986; Van Wagner, Backer, 1986).

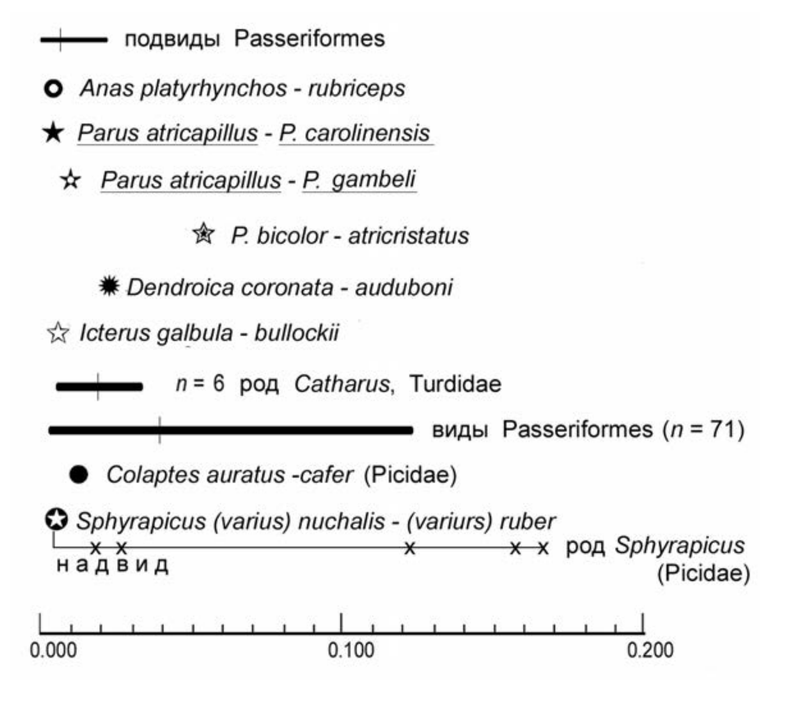


Рис. 12. Генетические дистанции (по Нею) для некоторых пар форм, гибридизирующих в зонах вторичного контакта. Подчеркнуты формы, для которых в общепринятых таксономических перечнях сохранен статус видов. Прочие рассматриваются как полувиды либо (мегаподвиды (по: Barrowclough, 1980; Braun, 1984; Ankney et al., 1986; Grudzien, Moore, 1986; Braun, Robbins, 1986; Van Wagner, Backer, 1986).

auduboni) может быть выше, чем между «хорошими» (локально гибридизирующими) видами, такими как *Parus atricapitlus* и *P. carolinensis.*

В этой связи особо следует остановиться на единственном, достаточно изученном в интересующем нас плане, роде дятлов – сокоедов *Sphyrapicus* (Johnson, Zink, 1983; Johnson, Johnson, 1985; рис. 13).

Он включает в себя 4 хорошо дифференцированные формы: 3 парапатрические, слагающие надвид, и одну симпатрическую по отношению к ним. Генетические дистанции между членами надвида малы, тогда как дистанции между каждым из них и симпатричным по отношению к ним видом неизмеримо больше (рис. 12, четвертая строка сверху). Минимальная дистанция разделяет наиболее несходные между собой формы, которые широко гибридизируют друг с другом. Хотя доля фенотипических гибридов достаточно высока (18% пар с участием гибридов), а генетическая дистанция соответствует среднему по подвидам у *Passeriformes,* эти две формы предложено считать видами, поскольку наблюдается ассортативность скрещиваний (76% гомогамных пар и только

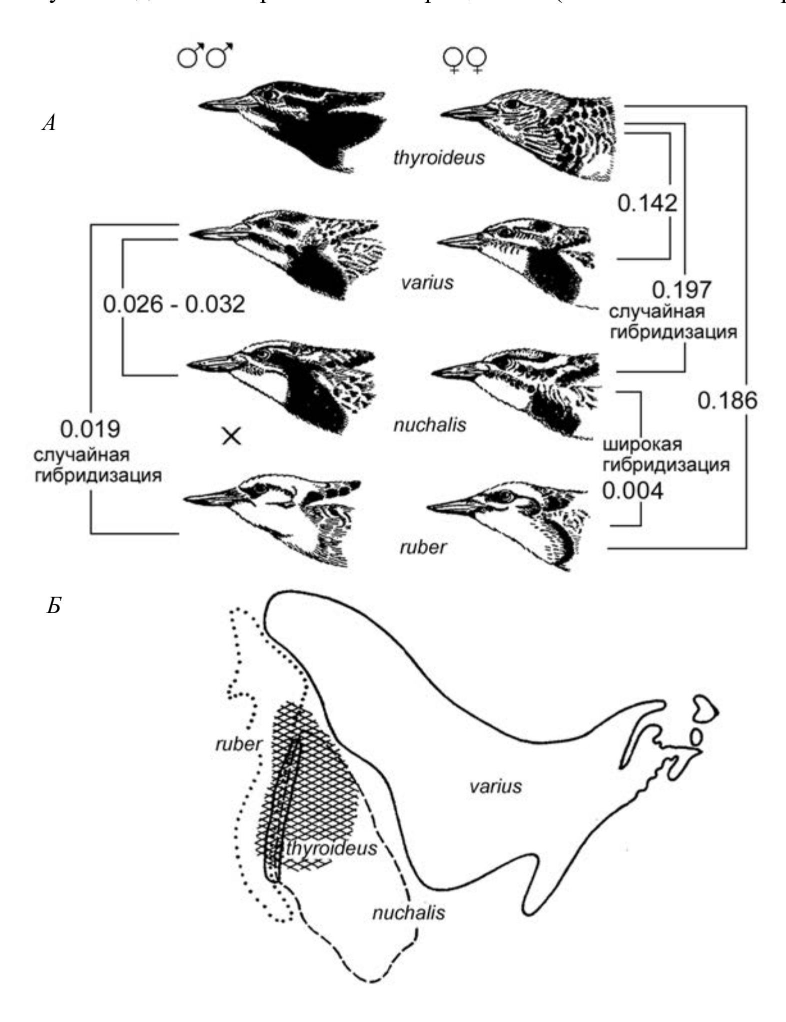


Рис. 13. Особенности окраски, генетическая дифференциация (*А*) и распространение (*Б*) дятлов-сокоедов р. *Sphyrapicus* в Северной Америке. Зона гибридизации между формами *nuchalis* и *ruber* зачерчена. Объяснения в тексте (по Howell, 1952; Johnson, Zink, 1983; Johnson, Johnson, 1985).

6% смешанных). Этот пример еще раз демонстрирует отсутствие строгих критериев вида. Одним из частных следствий этого оказывается несоответствие между значениями генетических дистанций и таксономическими рангами.

Случай с дятлами-сокоедами хорошо иллюстрирует и другую мысль, высказанную в начале этого раздела – о нестойкости этологической изоляции, сколь бы эффективной она ни представлялась из общих соображений. Казалось бы, окраска оперения, определяющая весь облик пернатого, должна быть одним из главных стимулов при выборе конспецифического партнера. Однако мы видим, что в широкую гибридизацию вступают весьма несходные друг с другом по окраске *nuchalis* и *ruber,* тогда как более похожие внешне, но разделенные большей генетической дистанцией *nuchalis* и *thyroideus* остаются практически полностью репродуктивно изолированными (известны лишь единичные случаи гибридизации между ними).

Можно назвать две главные причины относительной нестойкости прекопуляционных барьеров изоляции у птиц. Экологические преграды нестойки в силу высокой экологической пластичности большинства видов птиц, позволяющей нескольким близким видам занимать общие местообитания. Этологические барьеры в этой группе зиждятся на двух основных модальностях – оптической и акустической, которые (в отличие, скажем, от химического канала связи) допускают широкую вариабельность в эманации и в восприятии коммуникативных сигналов. Это особенно заметно в отношении акустической сигнализации, которая в онтогенезе развивается под сильным воздействием научения и, таким образом, может существенно модифицироваться по принципу переадресованного импринтинга. Все эти вопросы подробно разобраны в другой работе (Панов, 1989).

В заключение хочется привести процитированные еще Ч. Дарвином слова крупнейшего систематика прошлого Альфонса Декандоля. «Ошибаются те, – писал он в 1862 г., – кто продолжает считать, что большинство наших видов строго разграничено и что сомнительные виды составляют ничтожное меньшинство. Это могло показаться верным, пока какой-нибудь род был недостаточно известен, а его виды, установленные на основании небольшого числа экземпляров, имели, так сказать, предварительный характер. Но как только наши сведения начинают разрастаться, промежуточные формы всплывают одна за другой, а с ними растут и сомнения относительно границ вида» (цит. по: Дарвин, 1939: 307).

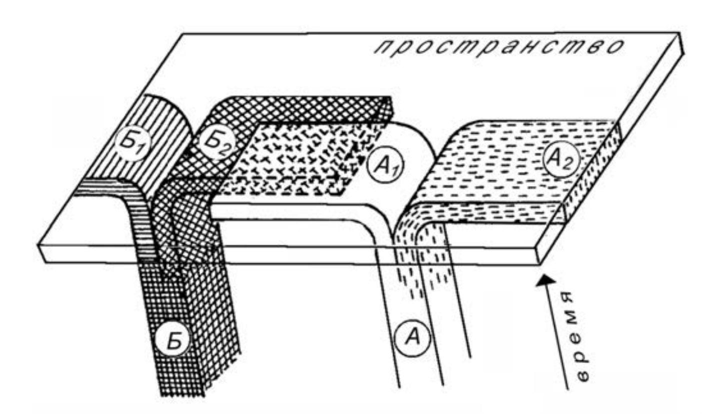


Рис. 14. Различия между ситуациями одномерного (непротяженного) вида (Майр, 1968, с. 29) и политипического вида-надвида. Два эволюционных вида (А и Б) с течением времени распадаются на 2 филума каждый. Возникают 4 формы ($А_1$, $А_2$, $Б_1$, $Б_2$). Только вторично симпатричные формы $А_1$ и $В_1$ можно с уверенностью считать «хорошими биологическими видами». Формы $А_1$ и $А_2$ (как и $Б_1$ – $Б_2$) находятся на разных стади дивергенции.

Хотя сказанное относится к растениям, оно ничуть не менее справедливо и в отношении птиц. Чтобы убедиться в этом, достаточно вспомнить, что самые банальные виды нашей фауны (такие как домовой воробей, большая синица, серая ворона, галка), видовая самостоятельность которых не вызывает у нас никаких сомнений, оказываются типичными «проблемными видами» по отношению к их близким родичам – таким, например, как испанский воробей, бухарская синица, черная ворона и даурская галка. Такая двойственность в трактовках таксономического статуса великого множества популяций высоких рангов, имеющая прямое отношение к сакраментальному вопросу о реальности вида, схематически отображена на рис. 14.

Литература

Березовиков Н.Н., Щербаков Б.В. 1990. Голуби (Columbae, Columbidae) в восточном Казахстане. Зоол. журн. 69(1): 99-105.

Блинов В.Н, Блинова Т.К., Крюков А.П. 1993. Взаимодействие серой и черной ворон (*Corvus cornix* L., *C. corone* L.) в зоне симпатрии и гибридизации:структура зоны и возможные факторы изоляции. С. 97-117 в: Гибридизация и проблема вида у позвоночных. Сб. трудов Зоол. муз. 30. Изд. МГУ.

Гайсинович А.Е. 1988. Зарождение и развитие генетики. М.: Наука. 424 с.

Грант В. 1982. Эволюция организмов. М.: Мир. 264 с.

Дарвин Ч. 1939. Происхождение видов путем естественного отбора. С. 253-678 в: Соч. 3. М.-Л..

Кун Т. 1975. Структура научных революций. М.: Прогресс. 176 с.

Любищев А.А. 1972. К логике систематики. С. 45-68 в: Проблемы эволюции 2. Новосибирск.

Любищев А.А. 1982. О некоторых противоречиях общей таксономии. С. 84-112 в: Проблемы формы систематики и эволюции организмов. М.: Наука.

Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Изд. иностр. лит. 504 с.

Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.

Милль Дж.С. 1914. Система логики силлогистической и индуктивной. М.: Изд. Г.А. Лемана. 880 с.

Панов Е.Н. 1986. Перспективы изучения гибридных популяций. С. 224-242 в: Методы исследования в экологии и этологии. Пущино.

Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М: Наука. 510 с.

Рьюз М. 1977. Философия биологии. М.: Прогресс. 360 с.

Степанян Л.С. 1983. Вид в пространстве и во времени. С. 50-57 в: Теоретические проблемы современной биологии. Пущино.

Amadon D., Short L.L. 1976. Treatment of subspecies approaching species status. Syst. Zool. Vol. 25. P. 161-167.

Ankney C.D., Dennis D.G., Wishard L.N., Seeb J.E. 1986. Low genic variation between black ducks and mallards. Auk 103: 701-709.

Archibald G.W. 1981. Introducing the sarolga. Pp. 213-215 in: Crane research around the world. Baraboo (Wisconsin).

Baker A.J. 1975. Morphological variation, hybridization and systematics of New Zealand oystercathers (Charadriiformes, Haematopidae). J. Zool. 175: 357-390.

Barrowclough G.F. 1980. Genetic and phenotypic differentiation in a wood warbler (genus *Dendroica*) hybrid zone. Auk 97: 665-667.

Birkhead T.R., Johnson S.D., Nettleship D.N. 1986. Field observations of a possible hybrid murre *Uria aalge* × *Uria lomvia.* Canad. Field-Natur. 100: 115-117.

Boag P.T., Grant P.R. 1984. The classical case of character release: Darwin’s finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galapagos. Biol. J. Linn. Soc.: 243-287.

Braithwaite D.H., Van Tets G.F. 1975. The taxonomy and nomenclature of New Zealand spur-winged plovers. Emu 22: 180-181.

Braithwaite L.W., Miller B. 1975. The mallard, *Anas platyrhynchos*, and mallard – black-duck, *Anas superciliosa rogersi*, hybridization. Austral. Wildlife Res. 2: 47-61.

Braun D., Kitto G.B., Braun M.J. 1984. Molecular population genetics of tufted and black-crested forms of *Parus bicolor*. Auk 101: 170-173.

Braun M.J., Robbins M.B. 1986. Extensive protein similarity of the hybridizing chickadees *Parus atricapillus* and *P. carolinensis.* Auk 103: 667-675.

Brodsky L.M., Weatherhead P.J. 1984. Behavioral and ecological factors contributing to American black-duck – mallard hybridization. J. Wildlife Manag. 48: 846-852.

Burger A.E. 1978. Interspecific breeding attempt by *Macronectes giganteus* and *M. halli.* Emu 78: 234.

Сооке F., Perkin D.T., Rockwell R.F. 1988. Evidence of former allopatry of two color phases of lesser snow geese (*Chen caerulescens caerulescens*). Auk 105: 467-479.

Cox J.B. 1980. Some remark on the breeding distribution and taxonomy of the prions (Procellariidae: Pachyptila). Rec. South Austral. Mus. 18: 91-121.

Cracraft J. 1983. Species concept and speciation analysis. Current Ornithol. 1: 159-187. N.Y.

Cramp S., Simmons K.E.L. 1980. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North America. The birds of the Western Palearctic. Vol. I. Oxf.-Lnd. N.Y.

Devillers P. 1978. Distribution and relationships of South American squas. Gerfaut 68: 374-417.

Devillers P., Terschuren J.A. 1978. Relationships between the blue-eyed shags of South America. Gerfaut 68: 53-78.

Eck S. 1973. Intraspezifische Ausformugen im Flügel – Schwanzbaum bei Würger – Formenkreisen der Gattung *Lanius* (Aves, Laniidae). Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 32: 75-119.

Gill F.B. 1980. Historical aspects of hybridization between blue-winged and golden-winged warblers. Auk 97: 1-18.

Gi1lespie G.D. 1985. Hydridization, introgression, and morphometric differentiation between mallars (*Anas platyrhynchos*) and gray duck (*Anas superciliosa*) in Otago, New Zealand. Auk 102: 459-469.

Goethe F.V. 1982. Die Rufe der Eismöve (*Larus hyperboreus*) und der Silbermöve *(Larus argentatus),* ein Vergleich. Vogelwarte 31: 436-441.

Goodwin D. 1986. Further notes on chukar and hybrid partriges in Britain and Europe.Avicalt. Mag. 92: 157-160.

Grant P. 1986. Ecology and evolution of Darwin's finchers. Princeton Univ. Press.

Gray A. 1958. Bird hybrids. Alva.

Grudzien T.A., Moore W.S. 1986. Genetic differentiation between the yellow-shafted and red-shafted subspecies of the Northern flicker. Biochem. Syst. Ecol. 14: 451-453.

Grudzien T.A. Moore W.S., Cook J.R., Tagle D. 1987. Genetic population structure and gene flow in the Northern flicker (*Colaptes auratus*) hybrid zone. Auk 104: 654-664.

Haffer J. 1986. Superspecies and species limits in vertebrates. J. Zool. Syst. Evolut.-forsch. 24: 169-190.

Hays H. 1975. Probable common x roseate tern hybrids. Auk 92: 219- 234.

Hoffmann W., Wiens J.A., Scott I.M. 1978. Hybridization between gulls (*Larus glaucescens* and *L. occidentalis*) in the Pacific Northwest. Auk 95: 441-485.

Howell T.R. 1952. Natural history and differentiation in the yellow-bellied sapsuker. Condor 54: 237-282.

Hubbard J.P. 1969. The relationships and evolution of the *Dendroica coronata* complex. Auk 86: 393-432.

Hunter S. 1987. Species and sexual isolating mehanisms in sibling species of giant petrel *Macronectes*. Polar Biol. 7: 295-301.

Ingolfsson A. 1970. Hybridization of glaucous gull *Larus hyperboreus* and herring gull *L. argentatus* in Iceland. Ibis 112: 340-362.

Ingolfsson A. 1987. Hybridization of glaucous and herring gulls in Iceland. .Studies in Avian Biology 10: 131-140.

Johnsgard P.A. 1983. Cranes of the world. Lnd. Canberra: Groom Helm,

Johnson N.K., Johnson C.B. 1985. Speciation in sapsukers (*Sphyrapicus*). II. Sympatry, hybridization, and mate selection preference in S. *ruber daggetti* and S. *nuchalis.* Auk 102: 1-15.

Johnston N.K., Zink R.M. 1983. Speciation in sapsukers (*Sphyrapicus*). I. Genetic differentiation. Auk 100: 871-884.

Johnstone G.W. 1978. Interbreeding by *Macronectes halli* and *M. giganteus* at Macquarie Island. Emu 78: 235.

Jouventin P., Viot Ch.-R. 1985. Morphological and genetic variability of snow-petrels *Pagodroma nivea*. Ibis 127: 430-431.

Mayr E., Gilliard E.T. 1952. Altitudinal hybridization in New Guinea honeyeaters. Condor 54: 325-337.

McGillivray W.B., Biermann G.C. 1987. Expansion of the zone of hybridization of northern flickers in Alberta. Wilson Bull. 99: 690-692.

McLandress M.R., McLandress I. 1979. Blue-phase Ross' geese and other blue-phase geese in Western North America. Auk 96: 544-550.

Meise W. 1975. Naturlische Bastardpopulationen und Speziationprobleme bei Vogeln. Abh. und Verk. Naturwiss. Ver. Hamburg. 18/19: 187-254.

Milstein P.S. 1979. The evolutionary significance of wild hybridization on South African Highveld ducks. Ostrich (suppl.). N 13: 1-48.

Moore W.S. 1987. Random mating in the Northern flicker hybrid zone: implications for the evolution of bright and contrasting plumage pattern in birds. Evolution 41: 539-546.

Moore W.S., Koenig W.D. 1986. Comparative reproductive success of yellow-shafted, red-shafted, and hybrid flickers across a hybrid zone. Auk 103: 42-51.

Morgan R.P. Meritt D.W., Block S.B., Sulkin S.T. 1984. Frequency of mallard – black duck hybrids along the Atlantic coast determined by electrophoresis and plumage analysis. Biochem. Syst. Ecol. 12: 125-128.

Norman F.I. 1987. The ducks of Macquarie island. ANARE Res. Notes. 42: 1-22.

Panow E.N. 1983. Die Würger der Paläarktis. Wittenberg-Luterstadt N 557.

Parmelee D.F. 1988. The hybrid squa: a Southern Ocean enigma. Wilson Bull. 100: 345-356.

Picozzi N. 1976. Hybridization of carrion and hooded crows *Corvus c corone* and *Corvus c cornix,* in northeastern Scotland. Ibis 118: 254-257.

Pierce R.J. 1984. Plumage, morphology and hybridization of New Zealand stilts *Hlmantopus* spp. Notornis 31: 106-130.

Prevell J.P., MacInnes C.D. 1973. Observations on wild hybrids between Canada and blue geese. Condor 75: 124-125.

Ratti J.T. 1984. Selected avian systematic problems in the Northwest: the 1983 A.O. U. check-list. Northwest Sci. 58: 237-242.

Scherer S., Hilsberg T. 1982. Hybridisierung und Verwandtschaftsgrade in-nerhalb der Anatidae – eine systematische und evolutions-theoretische Betrachung. J. Ornithol. 123: 357-380.

Sharpe R.S., Johnsgard P.A. 1966. Inheritance of behavioural characters in F_2 mallard × pintail (*Anas platyrhynchos L.* × *Anas acyta* L.) hybrids. Behavior 27: 259-272.

Short L.L. 1965. Hybridization in the flickers (*Colaptes*) in North America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 129: 307-428.

Short L.L. 1969*a*. Taxonomic aspects of avian hybridization. Auk 86: 84-105.

Short L.L., Jr. 1969*б*. «Isolating mechanisms» in the blue-winged warbler – golden-winged warbler complex. Evolution 23: 355-356.

Short L.L. 1971. Systematics and behavior of some North American woodpecker, genus *Picoides*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 145: 5-118.

Short L.L. 1972. Hybridization, taxonomy and avian evolution. Ann. Missouri Botan Gard. 59: 447-453.

Simpson G.G. 1951. The species concept. Evolution 5: 285-298.

Slater P. 1970. A field guide to Australian birds. Non-passerines. Adelaide – Sydney,

Spear L.B. 1987. Hybridization of glaucous and herring gulls at the Mackenzie Delta, Canada. Auk 104: 123-125.

Tanner J.T. 1952. Black-caped and Carolina chickadess in the southern Appalachian mountains. Auk 69: 407-424.

Taylor R.H. 1975. Some ideas on speciation in New Zealand parakeets. Notornis 22: 110-121.

Trauger D.L., Dzubin A., Ryder J.P. 1971. White geese intermediate between Ross' geese and lesser snow geese. Auk 88: 856-875.

Van Wagner C.E., Baker A.J. 1986. Genetic differentiation in populations of Canada geese (*Branta canadensis*). Can. J. Zool 64: 940-947.

Vaurie Ch. 1955. Systematic notes on Palearctic birds. N 17. Laniidae.Amer. Mus. Novit. 1752: 1-19.

13. Парапатрическая гибридизация в комплексе *Laudakia caucasia* (Reptilia, Agamidae) в юго-западном Туркменистане[1]

Ранее было показано, что внутри комплекса «кавказская агама» выделяются восемь групп популяций с разными комбинациями размерных характеристик и признаков фолидоза и окраски (Панов, Зыкова, 1995). Была высказана гипотеза, что резко различающиеся по сумме названных признаков популяции агам центрального Копетдага (относимые всеми исследователями к собственно кавказским агамам *caucasia* s. str.) и южные популяции мелкочешуйчатых агам, трактуемых рядом авторов (см. обзор: Baig, 1992) в качестве самостоятельного вида *Laudakia microlepis*, входят в контакт и гибридизируют на стыке их ареалов в северном Иране. В рамках данной гипотезы популяции агам крайнего юго-запада Туркменистана (среднее течение р. Сумбар) рассматриваются как давний продукт парапатрической гибридизации между *caucasia* и *microlepis*. Полученные данные позволили предположить существование потока генов между этими гибридогенными популяциями и копетдагскими *caucasia* (Панов и др., 1987). Обоснованию этого предположения и посвящено настоящее сообщение, основанное на анализе фенотипического облика и изменчивости популяций долины р. Сумбар и прилежащих районов западного Копетдага.

Отлов агам проводили в 1984–1994 гг. в девяти точках на трансекте, проходящем вдоль долины р. Сумбар в направлении с юго-запада на северо-восток: 1) лессовый каньон русла реки в 10 км к юго-западу от пос. Шарлоук; 2) тот же каньон в 24 км к северо-востоку от точки 1; 3) лессовый каньон р. Терсакан – северного притока р. Сумбар (расстояние ~ 15 км по прямой от точки 2); 4) одиночно стоящая гора Дойран (кратчайшее расстояние ~ 8 км от долины р. Терсакан и ~ 5 км от ближайших мест обитания агам в расположенных восточнее предгорьях Сюнт-Хасардагской гряды); 5) выходы коренной породы по левому берегу р. Сумбар возле пос. Кара-Кала (~ 25 км от точки 4); 6) северный склон хребта Монджуклы (~ 15 км от точки 5); 7) урочище Пархай в правобережье р. Сумбар (~ 10 км от ближайшей к ней точки 5); 8) урочище Калалигез в правобережье Сумбара, в 21 км от предыдущего пункта; 9) урочище Айдере в долине р. Айдеринки – правого притока р. Сумбар, на расстоянии ~ 40 км от точки 8. Помимо этих мест отлова, из которых в общей сложности получен материал по 346 прижизненно осмотренным агамам, по той же методике описаны четыре экземпляра из нижнего течения р. Сумбар, пять – из урочища Иделжик и два – с южного склона хребта Монджуклы. В статье использованы данные по фенотипам агам, пойманных нами в двух точках в западных предгорьях хребта Кюрендаг в районе пос. Казанджик (точки 10 и 11 на рис. 1, 10 экз.) и в Большом Балхане (точка 12, 213 экз.).

Были проанализированы сборы агам из интересующих нас регионов, хранящиеся в коллекциях Зоологического института РАН, Зоологического музея МГУ и Института зоологии Украины (всего 107 экземпляров). Следует отметить, что в этих коллекциях отсутствуют экземпляры из точек 1–5, 7–8 и 10–11.

В основу анализа легли главным образом данные прижизненного осмотра ящериц, выборки по которым получены путем сплошного неизбирательного отлова. В точках 1, 2, 7 и 8 агам отлавливали повторно, в разные годы, что в ряде случаев позволяло судить об абсолютном возрасте тех или иных экземпляров (см. также Зыкова, Панов, 1991; Панов, Зыкова, 1993). Агам измеряли, описывали особенности их фолидоза, фотографировали на черно-белую и цветную пленку, индивидуально метили и выпускали.

[1] Е.Н. Панов, Л.Ю. Зыкова. Успехи соврем. биол. 1995 115(6): 655–668

13.1. Дифференциация популяций по признакам внешней морфологии

Установлено, что в пределах обследованного региона (рис. 1) пространственно разобщенные популяции в ряде случаев заметно различаются по размерам половозрелых особей, общим пропорциям, особенностям фолидоза и характеру преобладающих в тех или иных популяциях типов окраски.

Длина тела. Изменчивость общих размеров оценивалась по длине туловища с головой (без хвоста) (табл. 1). Поскольку размеры молодых агам в момент достижения ими половозрелости (т.е. в возрасте ~3 лет) неразличимы в разных анализируемых популяциях, данные по этой группе особей не информативны при межпопуляционных сопоставлениях. Как было показано ранее (Зыкова, Панов, 1991), межпопуляционные различия в размерах обусловлены разными темпами роста агам и, соответственно, показателями размеров особей, относящихся к старшим возрастным группам. Поэтому в таблице 1 не включены данные по особям длиной < 100 мм (которые только вступают в пору половозрелости).

Как видно из таблицы 1, максимальными средними размерами обладают агамы из лессового каньона р. Сумбар в ее нижнем течении (точки 1 и 2). Далее к востоку, в

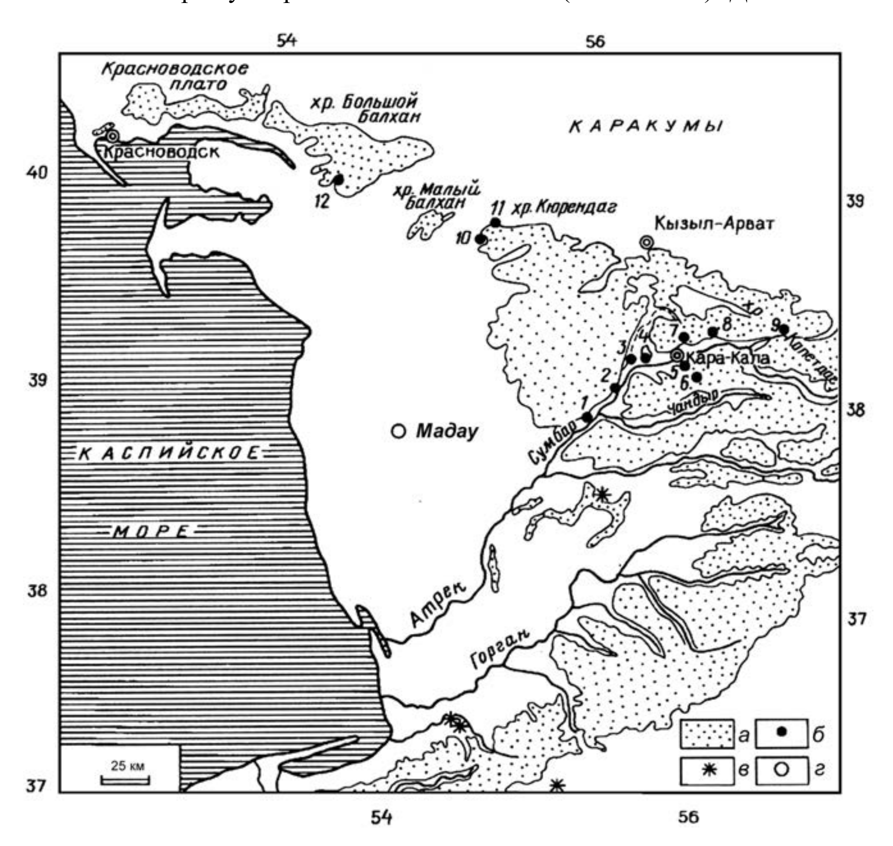


Рис. 1. Картосхема района исследований. Точки сбора данных: *1, 2* – нижнее течение р. Сумбар; *3* – низовье р. Терсакан; *4* – гора Дойран, 5 – правобережье р. Сумбар у пос. Кара-Кала; *6* – южный склон хребта Монджуклы; урочища: 7 – Пархай; *8* – Калалигез; 9 – ущелье Айдере; *10, 11* – предгорья хребта Кюрендаг; *12* – хребет Большой Балхан. *а* – возвышенности; *б* – точки сбора данных; *в* – отдельные находки.

Таблица 1. Географическая изменчивость длины тела кавказских агам в Туркменистане на трансекте: нижнее течение р. Сумбар – центральный Копетдаг и в Большом Балхане

Регион	Самцы	Самки
Нижнее течение р. Сумбар, точка 1 (1*)	133.9 ±2.5 107–151 (25)	126.7 ± 2.0 113–142 (19)
Тоже, точка 2 (2*)	134.2 ± 2.3 108–144 (13)	125.4 ± 3.9 105–140 (11)
Устье р. Терсакан (3*)	123.5 119, 128 (2)	124.0 115, 133 (2)
Гора Дойран	123.5 ± 1.8 119–129 (4)	115.8 ± 3.6 104–123 (4)
Среднее течение р. Сумбар у пос. Кара-Кала (5*)	125.6 ± 2.2 118–131 (5)	115.0 ± 3.4 104–123 (4)
Хребет Монджуклы, северный склон (6*)	120.6 ±3.5 110–131 (5)	113.8 ±2.5 106–125 (6)
Урочище Пархай (7*)	119.5 ± 1.7 102–132 (22)	112.0 ± 1.2 104–124 (21)
Урочище Калалигез (8*)	120.1 ± 1.9; 2 106 – 132 (14)	112.7 ± 1.7 100–139 (26)
Ущелье Айдере (9*)	31.2 ± 1.4 128–134 (4)	- 126 (1)
Центральный Копетдаг (пос. Геок-Тепе, гора Душак)	131.1 ± 1.9 116–139 (13)	117.3 ± 3.4 101 – 131 (9)
Большой Балхан (12*)	132.4 ± 2.7 113–148 (12)	120.9 ± 1.7 106–131 (18)

Примечание. Даны средние значения и размах варьирования. Звездочкой помечены номера популяций, которые соответствуют таковым на рис. 1. То же в табл. 2–4.

западных предгорьях Копетдага (точки 3–8) средние значения заметно уменьшаются в основном из-за отсутствия в выборках самцов с длиной тела >132 мм и самок с длиной тела >125 мм. Более крупные животные начинают изредка попадаться в выборках из крайне восточной среди названных точек (урочище Калалигез, точка 8) и становятся сравнительно обычными в точке 9 (урочище Айдере) и далее к востоку, в центральном Копетдаге. В последних двух регионах мы наблюдаем заметное увеличение средних показателей. Так, средние размеры самцов с длиной тела от 120 мм и более достоверно

различаются при сравнении выборок из точки 7 (урочище Пархай) и из расположенной всего в 55 км к востоку точки 9 (ущелье Айдере): соответственно 125.5 и 131.3 ($t = 3.26$, $p < 0.001$).

Реальность вывода о значимом уменьшении общих размеров агам в средней части трансекта низовье р. Сумбар – центральный Копетдаг подтверждается сравнением этих популяций с населяющими западный Туркменистан, например с популяцией хребта Большой Балхан (точка 12) (см. табл. 1). Можно видеть, что и к северу от ареала интересующих нас популяций, локализованных по среднему течению р. Сумбар (точки 4–8), общие размеры агам увеличиваются, как и в юго-западном и в восточном направлениях от указанных точек. В итоге оказывается, что в западных предгорьях Копетдага обитают самые мелкие агамы из всех тех, данные по которым имеются из всего ареала комплекса (см. также Панов, Зыкова, 1993, 1995).

Пропорции. Как было показано ранее (Панов, Зыкова, 1995), в ареале кавказской агамы выделяются две группы популяций, различающиеся, по относительной длине хвоста. Агамы из рассматриваемого нами региона (нижнее течение р. Сумбар, Мешедские пески, западные предгорья Копетдага) относятся к длиннохвостым. Значения этого признака в популяциях различны, но проследить какую-либо тенденцию его изменения на исследованном трансекте нам не удалось, хотя ранее нами было высказано предположение (Панов и др., 1987) об уменьшении относительной длины хвоста на трансекте от точки 1 к точке 8. Новые данные показывают, что в точках 1, 2, 4, 6, 7 и 8 этот показатель составляет соответственно (суммарно для самцов и самок) 1.47; 1.42; 1.46; 1.38; 1.45 и 1.48.

Второй рассматриваемый нами признак – это отношение ширины головы к ее высоте – индекс высоты головы. По этому параметру выделяется популяция нижнего течения р. Сумбар – индекс 1,71. В популяциях урочища Пархай, северного склона хребта Монджуклы, ущелья Айдере значения индекса близки и составляют соответственно 1.8; 1.8; 1.76. Различия между популяциями нижнего течения р. Сумбар и популяциями Пархая и северного склона хребта Монджуклы достоверны: $t = 2.0$; $p < 0.1$. Еще выше значение индекса в центральном Копетдаге (окрестности пос. Геок-Тепе и гора Душак) – 1.84, однако различия между популяциями Пархая и центрального Копетдага не достоверны.

Число чешуй вокруг середины тела. Этот признак изменяется клинально на трансекте от точки 1 к точке 9 в сторону уменьшения его средних значений (табл. 2; рис. 2). Если продолжить этот трансект к западу, включив в рассмотрение популяцию Мешедских песков, и к востоку до центрального Копетдага, то и на этих отрезках можно обнаружить сохранение описанной закономерности: значения данного признака максимальны в первом из названных регионов (в среднем 190.2 ± 3.1 при разбросе значений от 173 до 208) (см. Ананьева, Атаев, 1984) и минимальны во втором (средние значения по двум точкам 138.4 и 132.9 при вариациях отдельных значений от 115 до 147). Интересно отметить, что наименьшими значениями признака характеризуется популяция верхнего пояса горы Душак в центральном Копетдаге, которая представляет собой своеобразный изолят, куда приток генов из западных частей Копетдага сильно ограничен либо полностью отсутствует.

Фолидоз латеральных поверхностей туловища. Почти все изученные на трансекте популяции характеризуются слабым развитием комплекса шиповатых чешуи на границе между покровами спины и брюха. Глазомерные оценки этого признака (от 1 балла при минимальной шиповатости до 5 при максимальной) позволили заключить, что для популяций из точек 1–9 средние значения данного признака варьируют от 1.0 до 1.4 (табл. 3). Максимальное значение характеризует популяцию горы Дойран (точка 4), представляющую собой пространственно изолированное поселение агам, эмиграционные и иммиграционные связи которого с другими поселениями отсутствуют либо крайне ограничены.

Таблица 2. Географическая изменчивость числа чешуй вокруг середины тела

Регион	*n*	Число чешуй
Нижнее течение р. Сумбар, точка 1(1*)	32	170.7 ± 1.9 150–194
Устье р. Терсакан (3*)	3	156.7 ± 4.0 147–163
ГораДойран (4*)	8	160.8 ± 2.7 147–175
Среднее течение р. Сумбар		
пос. Кара-Кала (5*)	8	161.0 ±2.7 150–174
урочище Пархай (7*)	29	149.9 ±2.2 130–175
урочище Калалигез (8*)	18	149.3 ±3.5 120–170
Хребет Монджуклы, северный склон (6*)	11	142.1 ±3.0 128–158
Верхнее течение р. Сумбар, ущелье Айдере (9*)	16	154.4 ± 2.6 140–174
Центральный Копетдаг, пос. Геок-Тепе	10	138.4 ±3.2 120–147
То же, гора Душак	7	132.8 ±4.4 115–147

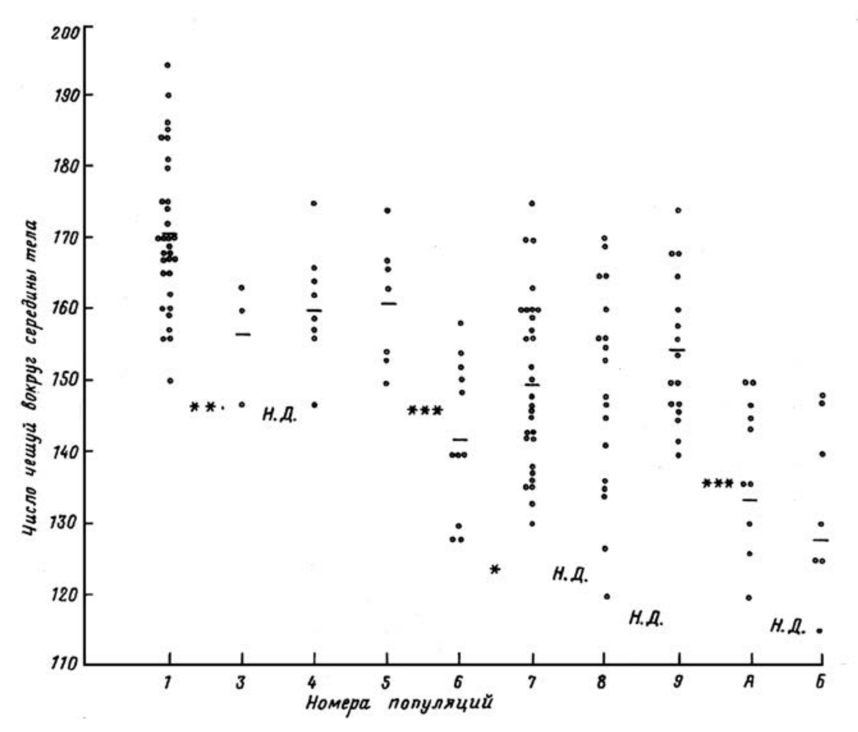


Рис. 2. Распределение экземпляров с разным числом чешуи вокруг середины тела. А и Б – соответственно популяции окрестностей пос. Геок-Тепе и горы Душак в центральном Копетдаге. «*»– $p < 0.05$; «**»– $P < 0.01$; «***»– $p < 0.001$; Н. Д. – различия не достоверны.

Таблица 3. Степень развития шиповатых чешуи на латеральных поверхностях тела и меланизация покровов спины у кавказских агам на трансекте: нижнее течение р. Сумбар – центральный Копетдаг

Регион	Шиповатость. баллы	Меланизация. %
Нижнее течение р. Сумбар. точка 1	1.06 ± 0.6 (16)	24.8 ± 1.2 (15)
Тоже. точка 2 (2*)	1.06 ± 0.6 (16)	30.5 ± 2.2 (6)
Устье р. Терсакан (3*)	1.0 ± 0 (3)	-
ГораДойран (4*)	1.40 ± 0.2 (8)	30.9± 2.0 (8)
Среднее течение р. Сумбар		
пос. Кара-Кала (5*)	1.0 ± 0 (11)	22.5 ± 1.4 (11)
урочище Пархай (7*)	1.12 ± 0.04 (52)	30.9 ± 1.8 (34)
урочище Калалигез (8*)	1.08 ± 0.1 (19)	29.8 ± 2.4 (17)
Хребет Монджуклы. северный склон (6*)	1.0 ± 0 (13)	37.5 ± 2.1 (10)
Центральный Копетдаг, пос. Геок-тепе	1.65 ± 0.2(17)	41.3 ± 2.4 (17)
То же, гора Душак	3.5 ± 0.5 (6)	38.7 ± 10.0 (4)

Заметно возрастает среднее значение степени шиповатости боков в центральном Копетдаге. Здесь, в предгорных местообитаниях близ пос. Геок-Тепе средний балл увеличивается до 165, а в верхнем поясе горы Душак, где обитает изолированная или полуизолированная популяция типичных кавказских агам, – даже до 3.5. Сравнительно высоким значением (180) данного признака характеризуется и другая изолированная популяция Большого Балхана в западном Туркменистане (точка 12), ареал которой значительно удален от ареала сумбарских агам с их слабо выраженной колючестью боков тела.

Фолидоз хвоста. Отличительной особенностью агам из лессового каньона р. Сумбар (точки 1 и 2) является присутствие в покровах хвоста большого количества так называемых дополнительных чешуй, которые у некоторых особей складываются в незамкнутые или (реже) в замкнутые кольца. В последнем случае ряд сегментов хвоста (обычно в дистальной его части) оказывается снабженными тройными вместо обычных двойных кольцами чешуй (подробнее см. Панов и др., 1987).

Существование ограниченного потока генов между популяциями из точек 1 и 2, с одной стороны, и локализованными восточнее популяциями западного Копетдага – с другой, подтверждается постепенным уменьшением выраженности данного комплекса признаков при движении по долине р. Сумбар в восточном направлении (табл. 4). Можно видеть, что генетическое влияние популяций нижнего течения р. Сумбар существенно сказывается на фенотипе агам, обитающих по крайней мере в 60–70 км восточнее точки *2* – в урочище Калалигез (точка 8), где до 10% особей имеют незамкнутые третьи кольца в сегментах хвоста. В целом дополнительные чешуи обнаружены здесь у 53.3% особей. В то же время в низкогорных местообитаниях центрального Копетдага доля таких особей составляет только 28.8%, а в верхнем поясе горы Душак – лишь 14.3%.Последняя цифра сопоставима с тем, что мы видим в популяциях, генетическая связь которых с популяциями нижнего течения р. Сумбар заведомо исключена. Такова, например, популяция Гобустана (восточный Азербайджан), где доля особей с дополнительными

Таблица 4. Степень развития (%) фенов «дополнительные чешуи» и «тройные кольца» в сегментах хвоста кавказских агам на трансекте нижнее течение р. Сумбар – восточный Копетдаг

Регион	*n*	Дополнительные чешуи			Тройные кольца	
		отсутствуют	< 10 на особь	> 10 на особь	незамкнутые	замкнутые
Нижнее течение р. Сумбар (1*, 2*)	81	13.6	16.0	32.1	21.0	17.3
ГораДойран (4*)	9	55.6	33.3	–	11.1	–
Среднее течение р. Сумбар						
пос. Кара-Кала (5*)	14	28.6	35.7	28.6	–	7.1
урочище Пархай (7*)	98	58.2	28.5	8.2	5.1	–
урочище Калалигез (8*)	57	57.8	24.6	14.0	1.8	1.8
Хребет Монджуклы, северный склон (6*)	20	45.0	15.0	20.0	15.0	5.0
Верхнее течение р. Сумбар, ущелье Айдере (9*)	15	46.7	26.6	26.6	–	–
Центральный Копетдаг, пос. Геок-Тепе, гора Душак	23	73.9	17.4	8.7	–	–
Восточный Копетдаг, застава Махмал, пос. Теджен	11	90.9	–	9.1	–	–

чешуями в покровах хвоста составляет всего 7.8%. Столь низкие значения отражают, вероятно, нижний порог стандартного проявления мутации «дополнительные чешуи» во всех без исключения популяциях комплекса «кавказская агама».

К числу географически варьирующих признаков, затрагивающих особенности покровов хвоста, относится среднее число чешуй в его сегментах. Мы обнаружили слабую тенденцию к уменьшению числа чешуй вокруг хвоста в направлении от точки 1 к точке 9, хотя межпопуляционные различия поэтому признаку статистически недостоверны (см. Панов и др., 1987). Исходя из общих соображений, можно предположить, что данный признак должен коррелировать с рассмотренным выше признаком «число чешуй вокруг середины тела».

Характер брюшной мозоли. Как уже упоминалось (Панов, Зыкова, 1995), на исследованном трансекте обнаружено изменение формы брюшной мозоли. Она, выглядит удлиненной у агам из долины нижнего течения Сумбара (отношение длины к ширине составляет здесь в среднем 3.3 ± 0.2) и становится все более округлой в направлении к центральному Копетдагу, где форма брюшной мозоли соответствует таковой у других популяций номинативной *caucasia*: например, у населяющих Закавказье. Значения отношения длины брюшной мозоли к ее ширине в урочище Пархай – 2.8 ± 0.2, в центральном Копетдаге (район пос. Геок-Тепе) – 2.2 ± 0.1, в Закавказье (Гобустан) – 2.0 ± 0.05.

В популяциях нижнего течения р. Сумбар брюшные мозоли нередко присутствуют и у самок (у 42.8% особей этого пола), тогда как далее к востоку эти образования являются исключительной принадлежностью самцов.

Окраска спинной стороны. Ранее подчеркивалось (Панов и др., 1987; Панов, Зыкова, 1995), что агамы из долины р. Сумбар в ее нижнем течении (точки 1 и 2) и из Копетдага (западного и особенно центрального) резко различаются по общему характеру окраски (см. табл. 3). Мы проанализировали степень сходства и различий ряда популяций

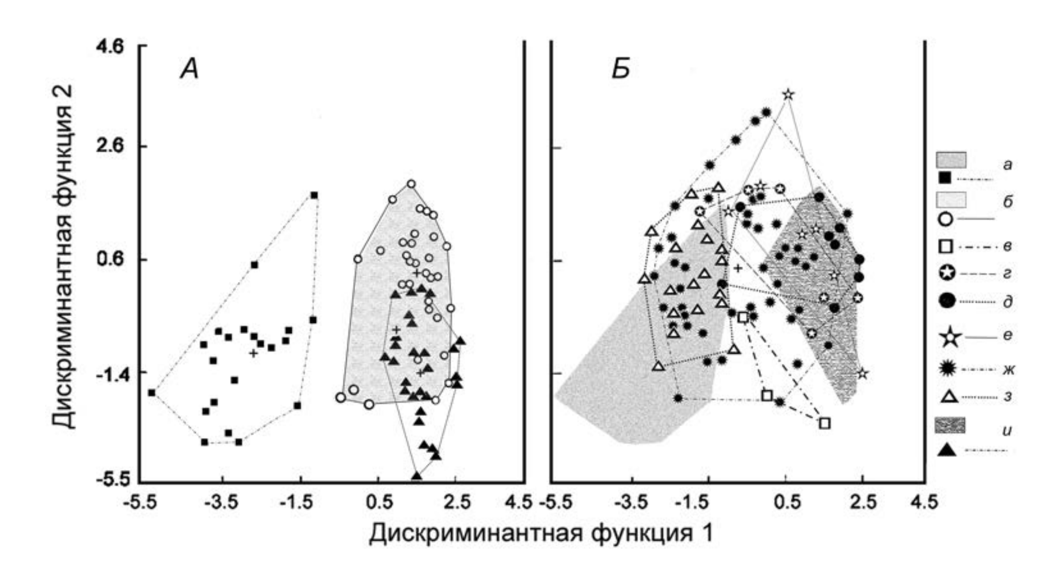


Рис. 3. Распределение точек, соответствующих экземплярам из девяти популяций кавказской агамы, в пространстве двух первых дискриминационных функций. *А* – родительские популяции низовьев р. Сумбар (*а*), центрального Копетдага (*б*) и Большого Балхана (12, *и*); *Б* – предположительно гибридогенные популяции Терсакана (3, *в*), горы Дойран (4, *г*), правобережья Сумбара у пос. Кара-Кала (*5,д*), хребта Монджуклы (6, *е*)*,* Пархая (7, *ж*) и Калалигеза (8, *з*). Цифры – номера популяций.

на трансекте низовье Сумбара – центральный Копетдаг (в сопоставлении с некоторыми другими популяциями Туркменистана) с использованием 16 окрасочных признаков (см. Панов, Зыкова, 1995). Результаты дискриминантного анализа (рис. 3) показывают, что популяции долины нижнего течения Сумбара и центрального Копетдага действительно принадлежат к двум разным совокупностям, тогда как локализованные между ними

Таблица 5. Значения дискриминантных функций при оценке дифференциации девяти популяций кавказской агамы из Туркменистана по окраске спинной стороны

Дискриминантные функции	Собственные значения	Относительный вклад, %	Канонические корреляции	Производные функции	Критерий		Число степеней свободы	*p*
					λ	χ2		
1	2.71	58.83	0.85	0	0.06	517.57	128	0.00000
2	0.75	16.33	0.66	1	0.21	282.31	105	0.00000
3	0.37	8.01	0.52	2	0.36	181.68	84	0.00000
4	0.34	7.41	0.50	3	0.50	125.32	65	0.00001
5	0.19	4.11	0.40	4	0.67	72.66	48	0.01232

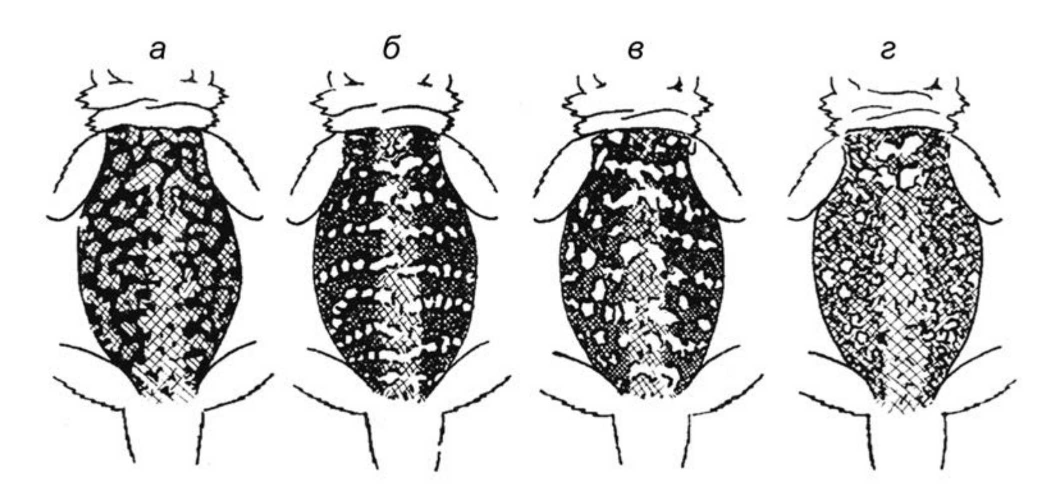


Рис. 4. Типичная окраска агам центрального Копетдага (*а*), нижнего течения р. Сумбар (*г*) и два варианта окраски, характерной для популяций западного Копетдага: промежуточной (*в*) между *а* и *г* и дефинитивной ювенильного типа (*б*).

поселения агам занимают более или менее промежуточное положение по характеру окраски. При этом популяции г. Дойран (точка 4), из района пос. Кара-Кала (левобережье р. Сумбар, точка 5) и с северного склона хребта Монджуклы (точка 6) существенно сходны по характеру (и отчасти по размаху) изменчивости окрасочных паттернов, заметно уклоняясь в сторону популяции низовьев р. Сумбар. В отличие от них популяция из урочища Пархай (точка 7) характеризуется максимальной изменчивостью, перекрывающей в значительной степени изменчивость как «нижнесумбарских», так и «центральнокопетдагских» агам.

Из табл. 5 следует, что дискриминация сравниваемых популяций по окраске возможна с достоверностью $p < 0.001$ при использовании первых четырех дискриминантных функций. Первые две из них описывают 75% изменчивости по данному комплексу признаков. Следует отметить, что увеличение размаха изменчивости в популяции Пархая обусловлено тем, что здесь окраска части особей имеет комбинированный характер (разные сочетания признаков нижнесумбарских и центральнокопетдагских агам), тогда как другие обладают наиболее характерной для данной популяции окраской ювенильного типа (рис. 4*б*). То же самое относится в той или иной степени к популяциям 4–6, 8 и 9.

13.2. Экологические условия в зоне интерградации и факторы, определяющие характер генных потоков

Приведенные выше данные со всей очевидностью показывают, что популяции агам из точек 4–7 (и, возможно, из точки 3, откуда мы не имеем полноценной выборки) являются в той или иной степени промежуточными по всем изученным признакам фолидоза и окраски. Таким образом, резонно предположить, что эти популяции имеют гибридогенное происхождение, будучи продуктами генного обмена между агамами, населяющими долину нижнего Сумбара (весьма близкими по конституции к мадауской агаме формы *triannulata* – см. Панов и др., 1987) и копетдагскими агамами, относимыми к номинативной форме *Laudakia c. caucasia*.

Важно подчеркнуть, что названные родительские формы нигде в исследованном районе не входят в непосредственное соприкосновение друг с другом. Нет также осно-

ваний полагать, что такой непосредственный контакт наблюдается где-либо за пределами изученного нами региона. Причина отсутствия соприкосновения или перекрывания ареалов родительских форм состоит в том, что они привязаны к разным типам местообитаний, разделенных территориями, которые в большей своей части непригодны для существования кавказских агам.

Агамы нижнего течения р. Сумбар обитают в обрывах лессового каньона реки, достигающего местами высоты 37 м, а также в примыкающих к этому каньону оврагах – в геоморфологических условиях, известных под названием псевдокарста. Очевидно, это их исходное местообитание, еще сохранившееся в сильно видоизмененном состоянии в древнем изолированном ареале мадауской агамы (форма *triannulata*). Последняя также приурочена к ландшафтам, полностью лишенным каменистого субстрата. Она живет на склонах разветвленных песчаных оврагов, прорезающих закрепленные грядовые пески, занимая местообитания возникшие, несомненно, на бывших речных руслах, деградировавших с наступлением пустыни (см. Атаев, 1985).

В отличие от нижнесумбарских агам копетдагские – типичные петрофилы. Их излюбленные местообитания – это выходы коренной породы и каменистые осыпи у подножий скальных обрывов. Однако, обладая определенной пластичностью в выборе местообитаний, копетдагские агамы подчас селятся в сильно пересеченной местности, где крутые склоны обрывов и оврагов сложены из сухой глины, нередко с примесью гравия, хотя присутствие здесь локальных выходов каменистой породы (очевидно, предоставляющих ящерицам более надежные убежища и благоприятные присады для баскинга) оказывается необходимым для вида компонентом среды. В подобных субоптимальных местообитаниях агамы обнаружены нами в западных предгорьях хребта Кюрендаг, куда они, по мнению Атаева (1985), вселились вторично. Здесь эти ящерицы явно придерживаются миниатюрных каменных останцов и отдельных небольших валунов, скудно разбросанных по обширным глинистым склонам и в сухих руслах оврагов.

Такой промежуточный тип местообитаний (глина и камень) обеспечивает возможность существования локальных популяций агам и в межареальном пространстве, разделяющем характерные зоны обитания сумбарских и копетдагских агам. Преобладающий ландшафт здесь представлен так называемыми адырами – выположенными лессовыми холмами, практически полностью лишенными растительности. В таких местах отсутствуют как убежища для агам, предоставляемые в других местах обильными пустотами в лессовых, глинистых либо каменистых обрывах, так и кормовая база для этих преимущественно растительноядных животных.

Лессовый каньон р. Сумбар постепенно сходит на нет вверх по течению реки. Близ впадения в р. Сумбар его правого притока – р. Терсакан (точка 3 на рис. 1) глубина каньона уменьшается до 10 м (вместо почти 40 м в долине нижнего Сумбара), что, по нашим данным, влечет за собой заметное снижение здесь численности агам. Между устьем р. Терсакан и пос. Кара-Кала глубина каньона не превышает 5 м, и здесь агамы вообще не были найдены. Выше пос. Кара-Кала русло Сумбара лишь незначительно углублено по сравнению с первой террасой долины. Агамы здесь не найдены в прирусловой зоне, но выше по борту долины они занимают выходы конгломератов. Эта популяция (точка 5) среди всех рассматриваемых промежуточных популяций по ряду фенотипических признаков наиболее близка к типичным «нижнесумбарским» агамам, несмотря на то что она в настоящее время, несомненно, изолирована от группы популяций из точек 1–3.

Ближайшие к локальной популяции 5 поселения агам известны нам из точек 6 (глинистые обрывы с отдельными выходами коренной породы по северным склонам хребта Монджуклы) и 7 (каменистые предгорья северного склона Сюнт-Хасардагской гряды, урочище Пархай). Расстояние от этих точек до точки 5 составляет соответственно ~15 и 7 км. Все три популяции, судя по всему, пространственно изолированы друг от друга.

При этом популяция из точки 6 по сумме признаков более близка популяциям нижнего течения р. Сумбар, тогда как популяция из точки 7 существенно уклоняется в сторону копетдагских агам. Обе они отделены от популяции 5 непригодными для обитания агам ландшафтами адыров.

Здесь важно подчеркнуть, что незначительное на первый взгляд расстояние в 7 км, приходящееся на ландшафт адыров, оказывается мощной экологической преградой для кавказских агам, о чем говорят резкие различия в фенотипическом облике популяций из точек 5 и 7. Это связано, как мы полагаем, с высокой филопатрией, свойственной виду (Панов, Зыкова, 1995), а следовательно, с малой скоростью расселения кавказских агам и низкой интенсивностью миграционных потоков. Эмиграция особей в поисках новых пригодных для существования мест возможна, вероятно, лишь на ювенильной стадии, к тому же при очень высоком популяционном давлении. Так или иначе, полученные данные указывают на существование слабых генных потоков, связывающих воедино все изученные нами популяции. Об этом свидетельствует хорошо выраженная клинальная изменчивость на обследованном нами трансекте таких, в частности, признаков, как число чешуй вокруг середины тела (см. табл. 2) и степень присутствия дополнительных чешуй в покровах хвоста (см. табл. 4). Мы полагаем, что перенос генов осуществляется за счет редких эпизодов миграций отдельных особей между пространственно изолированными локальными популяциями, которые разделены участками пессимальной среды, непригодными для обитания агам, но преодолимыми в принципе для мигрирующих индивидов. При этом зримый эффект перемешивания генных пулов возможен, вероятно, лишь на длительных промежутках времени, так что каждая локальная популяция может очень долго противостоять чуждым влияниям, сохраняя свое генетическое и фенотипическое своеобразие.

Примером сказанному может служить популяция из точки 4 (каменистые «щеки» и осыпи отдельно стоящей горы Дойран), локализованная на равных расстояниях (около 5-7 км) от ближайших мест обитания «нижнесумбарских» агам долины р. Терсакан и копетдагских агам Сюнт-Хасар-дагской гряды. От микроареалов тех и других популяция горы Дойран отделена участками слабо всхолмленной гравийной пустыни с травяным покровом не более 5% (В. С. Лукаревский, личное сообщение), т.е. местностью, абсолютно непригодной для постоянного обитания кавказских агам. Хотя малая величина выборки из точки 4 допускает лишь предварительные суждения, складывается впечатление, что данная популяция отличается от всех прочих, расположенных по соседству с ней, степенью выраженности по крайней мере двух признаков: большим развитием колючих чешуи на латеральных поверхностях туловища и меньшим средним числом дополнительных чешуй в покровах хвоста (см. табл. 3 и 4). Промежуточный в целом фенотипический облик этой популяции позволяет допустить, что она представляет собой автохтонное поселение агам номинативной формы, которое длительное время испытывало ограниченный приток генов из ареала «нижнесумбарских» агам.

13.3. Фенотипическое своеобразие гибридогенных популяций

Выше мы попытались аргументировать гипотезу, согласно которой популяции западных предгорий Копетдага есть продукт ограниченного генного обмена между агамами, фенотипически близкими к форме *triannulata*, и популяциями, традиционно относимыми к номинативной форме *caucasia*. Здесь перед нами вторая стадия гибридогенного формообразования, поскольку форма *triannulata* вместе с бесспорно родственными ей агамами нижнего Сумбара рассматривается нами как продукт давней гибридизации между *microlepis* и *caucasia* s. str. (см. Панов и др., 1987; Панов, Зыкова, 1995).

Показанная выше возможность формирования новых локальных популяций в результате постепенного выселения особей в ранее неосвоенные субоптимальные место-

обитания, а также ограниченного генного обмена между пространственно изолированными популяциями делает достаточно обоснованной мысль, что фенотипическое разнообразие в ареале комплекса в западном Туркменистане есть равнодействующая сложного переплетения двух разнонаправленных процессов: дифференциации (диктуемой пространственной изоляцией по принципу географического формообразования) и генетической интеграции популяций. Соответственно, фенотипический облик каждой данной популяции определяется относительной силой той и другой из названных тенденций и историческим временем их действия.

Если мы обратимся к анализу процессов генного обмена между популяциями, то наиболее очевидным их следствием оказывается формирование мозаичных фенотипов, обладающих признаками обеих родительских форм. Например, популяции из ареала формы *triannulata* и из долины нижнего Сумбара сочетают в себе признаки типичных *caucasia* (например, присутствие выраженных гребней на чешуях спинной полосы) и *microlepis* (слабое развитие шиповатых чешуи на боках тела). Вместе с тем гибридизация приводит и к появлению очевидных морфологических новообразований. В данном случае это высокая частота присутствия в покровах хвоста дополнительных чешуй, имеющих тенденцию образовывать третьи кольца (признак, обладающий в роде *Laudakia* статусом видового – см., например, Baig, 1992). Анализ имеющихся материалов показывает, что «трехкольчатость» хвоста не свойственна ни *caucasia*, ни *microlepis* вне пределов зоны интерградации этих форм.

Другой любопытный пример новообразований в гибридогенных общностях дают популяции западного Копетдага. Как было показано выше (табл. 1), здесь обнаруживается явное уменьшение общих размеров особей по сравнению с обеими родительскими формами. Одновременно с этим в некоторых таких популяциях (в частности, в поселениях из точек 7 и 8) наблюдается сохранение ювенильного типа окраски в дефинитивном наряде половозрелых особей. Поперечнополосатая ювенильная окраска подчас свойственна здесь особям самых крупных размеров, относящихся к наиболее старшим возрастным группам. Данные индивидуального мечения показывают, что возраст таких особей может составлять 8–9 лет, т.е. приближается к максимальным показателям продолжительности жизни кавказской агамы (см. Зыкова, Панов, 1991). Хотя окраска ювенильного типа не является единственным вариантом дефинитивной окраски агам в популяциях западного Копетдага, она распространена здесь очень широко. Можно сказать, что регулярный поперечнополосатый рисунок вкупе с приближающимися к нему вариантами окраски (см. выше) преобладает в популяциях западного Копетдага. В связи с этим можно сделать предположение, что перед нами ситуация, сильно напоминающая явление фетализации, т.е. замедление соматического развития – в данном случае роста (см. Атаев, 1985, Зыкова, Панов, 1991) с сохранением в дефинитивном фенотипе отдельных ювенильных черт – таких, как окраска. Не исключено, что эти особенности данной популяции диктуются своеобразием ее конституции, обязанной совмещению двух первоначально независимых геномов.

Заключение

На основании данного и предыдущего (Панов, Зыкова, 1995) сообщений можно сделать вывод, что в формировании современной популяционной структуры комплекса «кавказская агама» важная роль принадлежала и принадлежит ныне процессам, действующим в соответствии с принципами сетчатой эволюции. Популяции, приобретающие собственное генетическое и фенотипическое своеобразие в период пространственной изоляции, впоследствии вступают во вторичный контакт на стыках своих расширяющихся ареалов, и здесь формируются гибридогенные популяции с новыми синтетическими свойствами, которым в свою очередь рано или поздно суж-

дено претерпеть генетическую интеграцию со своими соседями по региону. В результате в ареале комплекса формируется мозаика уникальных популяционно-генетических структур, связанных друг с другом разнонаправленными, более или менее интенсивными потоками генов.

Нам кажется достаточно аргументированным положение о гибридогенной природе (*caucasia* × *microlepis*) популяции агам Мешедских песков, рассматриваемой Ананьевой и Атаевым (1984) под названием *Stellio caucasius triannulatus*, а Бейгом (Baig, 1992) в качестве подвида мелкочешуйчатой агамы *Laudakia microlepis triannulata*. В действительности же эти агамы существенно и в равной степени отличаются как от кавказской агамы в собственном смысле из других частей ее ареала, так и от мелкочешуйчатой агамы, обладая, однако, отдельными признаками того и другого таксонов. Продемонстрированное выше существование клинальной изменчивости по ряду признаков на трансекте между ареалами агам нижнего Сумбара (имеющими общее происхождение с популяцией *triannulata*) и центрального Копетдага надежно подтверждают факт интеграции этих двух популяционно-генетических систем в западном Копетдаге.

Аналогичная клинальная изменчивость по ряду признаков фолидоза обнаружена в направлении от долины нижнего течения р. Сумбар и Мешедских песков к северу. Это наводит на мысль, что популяции северо-западных отрогов Туркмено-Хорасанских гор (в частности, хребтов Кюрендаг и Большой Балхан) могут быть дериватами гибридных популяций *caucasia* × *microlepis* юго-западного Туркменистана, испытавших дополнительное влияние генов типичных кавказских агам Копетдага. Эти потоки генов наблюдаются, по-видимому, и в настоящее время, связывая между собой агам главного хребта Копетдага и расположенных у его западной оконечности низкогорий Карагеза и Кюрендага. Об известной близости популяций нижнего Сумбара и Большого Балхана свидетельствует дискриминантный анализ их окраски (см. рис. 3).

Некоторые факты заставляют предположить, что и популяции восточного Копетдага, отличающиеся заметным своеобразием, испытали влияние генов *microlepis*. Об этом свидетельствует окраска восточнокопетдагских агам, весьма сходная с окраской агам Мешедских песков и нижнего Сумбара, присутствие у самок брюшных мозолей и анальных пор и некоторые другие факты. Однако мы в настоящее время не располагаем достаточными данными для обсуждения этого предположения.

Итак, классические фенетические методы, использованные нами, обладают достаточной разрешающей способностью для постановки правдоподобных гипотез об истории становления фенотипического разнообразия и современной популяционной структуры комплекса. Однако для окончательной верификации либо опровержения этих гипотез необходимо применение методов генетического анализа. Здесь особо следует подчеркнуть, что кавказские агамы с их территориальным консерватизмом, ярко выраженной филопатрией и проистекающей из этого четкой очерченностью границ локальных популяций представляют собой идеальный объект для популяционно-генетического анализа.

Мы благодарны всем, кто способствовал нам в сборе полевых данных и их обработке: Н.Б. Ананьевой, Ч. Атаеву, В.И. Васильеву, М.Е. Гаузер, В.И. Грабовскому, И.С. Даревскому, В.С. Лукаревскому, В.Ф. Орловой, О.С. Сопыеву, С. Шаммакову и Н.Н. Щербаку. Исследование финансировалось Российским фондом фундаментальных исследований и Фондом Дж. Сороса.

Литература

Ананьева Н.Б., Атаев Ч. 1984. *Stellio caucasius triannulatus* ssp. nov – новый подвид кавказской агамы из юго-западной Туркмении. Тр. Зоол. ин-та АН СССР 124: (Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран): 4-11. Л.

Атаев Ч. 1985. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашахабад: Ылым. 344 с.
Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1991. Долговременное изучение роста кавказской агамы. Зоол. журн. 70(12): 81-90.
Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1993. Социальная организация и демография кавказской агамы *Stellio caucasius*. Зоол. журн. 72(6): 74-93.
Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1995. Изменчивость и дифференциация популяций в комплексе *Laidakia caucasia* (Reptilia, Agamidae). Успехи соврем. биол. 115(3): 293-315.
Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Гаузер М.Е., Васильев В.И.1987. Зона интерградации разных форм комплекса *Stellio caucasius* в юго-западной Туркмении. Зоол. журн. 66(3): 402-411.
Baig K.J. 1992. Systematic studies of the *stellio*-group of *Agama* (Sauria: Agamidae): Ph. D. Dis. Islamabad: Quaid-i-Azam Univ. 287 p.

14. Интерградация между серебристой чайкой *Larus argentatus* и хохотуньей *L. cachinnans* в Европейской России[1]

Господствующая ныне в зоологии биологическая концепция вида, вопреки кажущейся простоте и логичности ее основных постулатов, подчас сталкивается с большими сложностями в сфере применения к реальным природным ситуациям. Ярким примером того, насколько трудно подчас следовать рекомендациям биологической концепции при проведении границ между видами, может служить так называемый «комплекс больших белоголовых чаек». В пределах его ареала, охватывающего почти всю Голарктику, насчитывается около 20 таксонов, для большинства которых не существует единого мнения относительно их номенклатурного статуса. Эти таксоны могут быть сгруппированы по степени сходства в самые разнообразные комбинации, так что в схемах разных авторов количество «хороших» политипических видов внутри комплекса варьируется от трех до 15. Причина подобного положения вещей состоит в том, что многие таксоны, хорошо дифференцированные морфобиологически (и в этом отношении определенно заслуживающие статуса «таксономических видов»), не являются замкнутыми генетическими системами, поскольку связаны с другими таксонами более или менее интенсивными потоками генов (Панов, 1989: 32–36).

Особую трудность для последовательного применения биологической концепции вида представляют такие пары форм, которые в одних районах сосуществования полностью репродуктивио изолированы (то есть ведут себя как «хорошие биологические виды»), в то время как в других местах свободно гибридизируют, иллюстрируя тем самым ситуацию вторичного «слияния видов» (см. Майр, 1969). Наиболее яркий пример такого типа взаимоотношений внутри комплекса больших белоголовых чаек дают серебристая чайка *Lams argentatus* и бургомистр *L. hyperboreus.* Эти резко дифференцированные виды симпатричны и репродуктивно изолированы на обширных пространствах Субарктики, интенсивно гибридизируя лишь в двух удаленных друг от друга регионах – в Исландии и на северо-востоке Аляски (Ingolfsson, 1970, 1987; Spear, 1987).

В предлагаемой работе мы попытаемся проанализировать другую ситуацию подобного рода на примере взаимоотношений серебристой чайки *Lams argentatus* и хохотуньи *L. cachinnans.* Здесь мы имеем дело уже не с симпатрическими, а с аллопатрическими видами, постепенно расселяющимися навстречу друг другу. С наибольшей очевидностью этот процесс прослеживается в Западной Европе. В частности, вдоль атлантического побережья западной Франции расселение серебристой чайки к югу началось в конце 60-х годов, а хохотуньи к северу – с 1976 г. Сейчас оба вида гнездятся здесь бок о бок в смешанных колониях. Изредка формируются смешанные пары *argentatus* x *cachinnans,* но все попытки их гнездования оказываются безуспешными (Yesou, 1991; Yesou et al., 1994)[2].

Аналогичная тенденция к встречному расселению интересующих нас видов наблюдается и в Восточной Европе. Быстрое расширение ареала серебристой чайки к югу в Фенноскандии и в Прибалтике было детально документировано в первой четверти XX века (обзор см. Mierauskas et al., 1991). В наших предыдущих работах (Монзиков, Панов, 1996, 1996*a*) мы привели ряд аргументов в пользу гипотезы об идущем ныне рассе-

---

[1] Е.Н. Панов, Д.Г. Монзиков. Зоол. ж. 1999 78(3): 334-348.

[2] Европейские популяции, которые во время написания статьи относили к виду *L. cachinnans*, ныне признаны принадлежащими самостоятельному виду *L. michahellis* (Liebers-Helbig et al., 2010).

лении хохотуньи вверх по бассейну Волги. В целом ситуация в Восточной Европе отличается от описанной выше для западной Франции в том отношении, что здесь отсутствует непосредственный вторичный контакт между генетически чистыми популяциями серебристой чайки и хохотуньи. Однако полученные нами данные позволяют предположить, что аллопатрические автохтонные популяции названных видов связаны друг с другом потоками генов, идущими через цепь промежуточных гибридогенных популяций. Проверке этой гипотезы и будет посвящена настоящая работа.

Материал и методы

Для проверки выдвинутой гипотезы были проанализированы в сравнительном плане морфобиологические особенности популяций чаек на следующем трансекте: Айновы о-ва – (Баренцево море, «популяция 1») – Кандалакшский залив Белого моря (Мурманская обл., «популяция 2») – о-в Ремиссар (Финский залив Балтийского моря, Ленинградская обл., «популяция 3») – Рыбинское водохранилище (Ярославская обл., «популяция 4») – дер. Ситники (Нижегородская обл., «популяция 5»). Длина трансекта около 2 тыс. км.

Для сравнения использованы материалы по генетически чистым популяциям хохотуньи Каспийского моря («популяция 6») и Черного моря. Всего проанализированы прижизненно фенотипические характеристики 78 половозрелых особей и 87 птенцов, от которых получены пробы крови для анализа ДНК по модифицированному методу PCR. Отлов взрослых чаек проводили на гнездах путем усыпления птиц с помощью приманок с б-хлоралозой (из расчета 33 мг на особь весом от 800 до 1500 г). Проведено визуальное обследование фенотипического состава всех посещенных колоний и получены данные по биологии гнездования соответствующих популяций, а также фонограммы и видеозаписи, характеризующие специфику сигнального поведения чаек Айновских о-вов, Кандалакшского залива и Рыбинского водохранилища. Звукозапись осуществляли портативными магнитофонами Realistic и Sony TCM-121, видеозапись – камерой CCD-TR570E. При обработке фонограмм использована программа A-PC Avisoft-Sonagraph. Просмотрены и проанализированы коллекционные материалы по чайкам в Зоологическом музее МГУ (276 экз.). При анализе морфометрических признаков были использованы различные методы кластерного анализа – агломеративные (методы одиночной и полных связей, невзвешенной средней связи и Уорда, все с эвклидовой метрикой) и итеративные (метод *k*-средних). Расчеты проводили на стандартизированных данных. Из-за отсутствия морфометрических данных по самцам популяции Рыбинского водохранилища кластеризацию проводили по выборкам самок из всех изученных популяций.

Анализ географической изменчивости акустического сигнала «долгий крик» был проведен на 170 фонограммах с использованием 7 независимых переменных. Это: протяженность последней «длинной посылки» в начальной части сигнала, второй и пятой коротких посылок, пауз между «длинной» и первой короткой посылками, между первой и второй и между четвертой и пятой короткими посылками (все в мс), а также значение межгармонического интервала (в кГц). Вся выборка была разбита на 6 групп – по числу географических точек (или локальных популяций), откуда получены фонограммы. Объем выборок по группам составил от 16 до 52 фонограмм. В ходе дискриминантного анализа получена классификационная функция, распознающая две концевые группы на трансекте – именно, сигналы, принадлежащие генетически чистым, согласно нашей гипотезе, чайкам *L. argentatus* (Баренцево море, группа 1) и *L. cachitmans* (Каспийское море, группа 6). С использованием этой классификационной функции высчитаны апостериорные вероятности принадлежности всех сигналов из групп 2–5 к типу

вокализации *L. argentatus* либо *L. cachitmans.* Кроме того, проведен дискриминантный анализ для шести и для семи групп (в последнем случае выборка из популяции № 5, Нижнегородская обл., априорно разбита на две, включающие в себя сигналы, характерные для *L. argentatus* и для *L. cachinnans*, соответственно). В качестве независимой переменной использованы номера групп (1–6 и 1–7). Полученная в результате матрица дистанций Махаланобиса между группами использована для классификации групп с применением разных методов (полных связей, невзвешенный метод средней связи, Уорда) кластерного анализа. Была также проведена кластеризация всех 170 случаев (конкретных фонограмм) без их априорной классификации, то есть без предварительного отнесения их к той или иной из 6 (или 7) групп. При этом использованы уже упоминавшиеся методы с разными метриками (эвклидова, 1-коэффициент Пирсона).

Анализ ДНК-полиморфизма проведен по методу RAPD (модифицированный метод полимеразной цепной реакции со случайным праймером). Этот метод позволяет сравнивать специфичные для разных таксонов наборы «полос» (паттерны), получаемые в качестве продуктов амплификации ДНК со случайным праймером. Для целей идентификации таксонов метод RAPD был видоизменен нами с целью дальнейшего мечения продуктов амплификации и разделения их в полиакриламидном геле с последующей радиографией. При этом достигается большая разрешающая способность метода при работе с продуктами амплификации близких длин за счет лучшего разделения фрагментов. Исследуемая зона, в которой обнаружены различия между «чистыми» *L. argentatus* и *L. cachinnans,* находится, соответственно, в области 280–300 и 550–600 нуклеотидов. Коллекция, которой мы располагаем для перекрестного генетического анализа, содержит образцы крови 19 таксонов (видов и подвидов) семейства Laridae (257 ос.). Из трех автохтонных популяций *L. argentatus* проанализированы образцы крови 17 ос., из автохтонной популяции *L. cachinnans* (Азовское море) – 19 ос., из популяций Балтийского региона и бассейна Волги – 52 ос.

Кровь, полученную из крыловой вены, помещали в консервирующий буфер, содержащий 50 мМ ЭДТА, 1 % NaF и тимол, и хранили без замораживания при температуре не ниже 4°С. Исследовали суммарную ДНК, выделенную фенол-хлороформным методом без первоначального осаждения ядер. Каждую полимеразно-цепную реакцию (ПЦР) проводили с использованием одного случайно выбранного праймера. В настоящей работе были использованы два 10-членных праймера, обозначаемые ниже как праймеры 29 (5'-CCGGCCTTAC-3[1]) и 45 (5'-GCCGTCCGAG-3'). ПЦР проводили в два этапа. Этап 1, без меченых dNTP, включал в себя 2 стадии (2 цикла с условиями: 95° – 5 мин, 38° – 5 мин, 72° – 5 мин, и 10 циклов с условиями: 95° –1 мин, 40° – 1 мин, 72° – 2 мин). Этап 2, с включением в реакционную смесь меченого dNTP, состоял из 25 циклов с условиями: 95° – 1 мин, 45° – 1 мин, 72° – 1 мин. Реакционная смесь на первом этапе состояла из Tag-полимеразы (0,5 ед. в пробу), праймера (1 мкМ), MgCl 2 (2.5 мМ), dNTP (0.8 мкМ), однократного буфера. Добавляемая на втором этапе реакционная смесь отличалась от описанной отсутствием праймера и присутствием меченого dNTP (из расчета 1 MB на 40 проб). Количество ДНК в пробе составляет 100 нг. Продукты амплификации ДНК разделяли в нативном 4%-ном полиакриловом геле с последующей радиографией. В получаемом спектре, содержащим свыше 90% фрагментов (полос), общих для всех исследованных популяций, были выявлены фрагменты, специфичные для автохтонных популяций *L. argentatus* и *L. cachinnans.* Распределение этих признаков исследовали на трансекте в регионах, разделяющих ареалы названных видов.

В дальнейшем «паттерном» мы будем называть устойчивую комбинацию двух или более полос, а «элементом паттерна» – конкретную полосу, обозначаемую в спектре разгонки собственным номером.

Результаты

Ранее было показано, что в Европейской России автохтонные ареалы *L. argentatus* и *L. cachinnans* разделены обширными пространствами, где в последние десятилетия формируются популяции чаек неясной таксономической принадлежности (рис. 1). То обстоятельство, что в этих популяциях наблюдается смешение признаков нескольких таксонов (*argentatus cachinnans, heuglini*), заставило предположить возможность гибридогенного происхождения этих популяций (Монзиков, Панов, 1996, 1996*а*). Для проверки этого предположения были сопоставлены морфометрические характеристики серебристой чайки, хохотуньи и особей из популяций, населяющих территории между их ареалами, а также окрасочные признаки и особенности сигнального поведения чаек названных видов и популяций.

Рис. 1. Распределение разных таксонов больших белоголовых чаек в Европейской России и на прилежащих территориях: *а* – места сбора данных (1 – Айновы о-ва, 2 – Кандалакша, 3 – о-в Ремисаар в Финском заливе Балтийского моря, 4 – Рыбинское водохранилище, 5 – Ситниковские карьеры в Нижегородской обл., 6 – Сиваш); *б* – предполагаемые направления генных потоков; в – районы обитания «желтоногих» чаек типа *omissus.*

Морфометрические характеристики

Результаты сравнительного анализа показывают, что серебристые чайки и хохотуньи номинативных подвидов существенно различаются по общим пропорциям (табл. 1; рис. *2а,* кластеры – *I* и *III*). Клюв достоверно короче и массивнее у *L. argentatus,* цевка у этого вида длиннее (различия по этому признаку достоверны лишь у самок при $p < 0.001$). Длина крыла больше у *L. cachinnans* (различия по выборкам самцов достоверны при $p < 0.01$). Популяции с территорий, разделяющих ареалы серебристой чайки и хохотуньи (рис. *2а,* кластер *II),* по характеру пропорций стоят ближе к первому виду, отчасти уклоняясь в сторону второго.

Не удалось обнаружить непрерывной клинальной изменчивости по размерным признакам при переходе от автохтонных популяций *L. argentatus* к популяциям северо-запада и центра Европейской России и, затем, к автохтонным популяциям *L. cachinnans.* Создается впечатление об уменьшении общих размеров особей на отрезке трансекта от

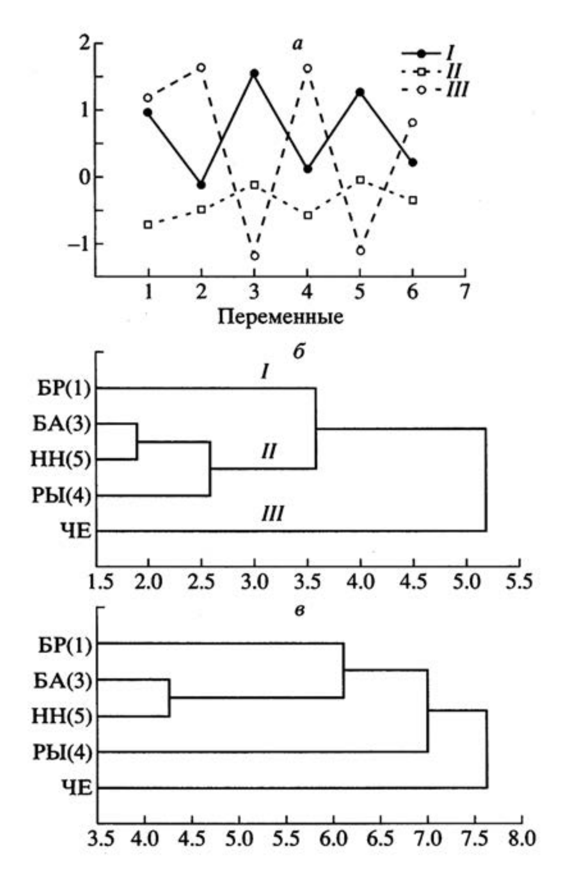


Рис. 2. Результаты кластерного анализа морфометрических признаков изученных популяций (выборка по самкам): *а* – метод *k*-средних. Переменные: 1 – длина крыла, 2 – длина клюва, 3 – высота клюва, 4 – длина головы с клювом, 5 – длина киля грудины, 6 – длина плюсны. I – *L. argentatus* (Баренцево море, БР, популяция 1), II –популяции Балтики (БА, популяция 3), Рыбинского водохранилища (РЫ, популяция 4) и Нижегородской обл. (НН, популяция 5), III – *L. cachinnans* (Черное море, ЧЕ). Состав кластеров – как в позиции *б. б* – метод полных связей, эвклидова метрика, данные стандартизированы, *в* – метод одиночной связи, эвклидова метрика, данные не стандартизованы.

Таблица 1. Морфометрические характеристики разных популяций комплекса *Larus argentatus–cachinnans–fuscus* в Европейской России

Показатель	Таксон/популяция				
	argentatus Баренцево море*	Балтийское море**	Рыбинское вдхр.	Нижний Новгород	*cahinnans* Черное море**
Самцы					
Крыло	468.9 (0.2) 430–520 (169)	452.0 (2.4) – (16)	–	448.6 (3.7) 425–475 (15)	464.6 (1.6) –(35)
Длина клюва по коньку	59.9 (0.3) 48–69 (169)	57.6 (0.7) – (16)	–	58.0 (0.6) 55–63 (15)	62.1 (0.4) – (34)
Высота клюва на уровне гониуса	21.1 (0.1) 19–26 (156)	19.6 (0.2) – (16)	–	19.3 (0.3) 17–21 (15)	19.5 (0.2) – (35)
Голова с клювом	–	131.0 (1.0) – (16)	–	128.5 (1.6) 119–135 (10)	133.6 (0.5) – (35)
Киль грудины	–	88.8 (1.2) – (16)	–	92.3 (0.7) 91–93 (3)	86.2 (0.5) – (35)
Плюсна	71.5 (0.3) 60–87 (169)	68.2 (1.0) – (16)	–	68.8 (0.9) 64–76 (15)	72.3 (0.4) – (35)
Самки					
Крыло	440.0 (0.9) 310–510 (262)	434.0 (1.9) – (26)	432.4 (5.1) 412–450 (7)	434.5 (5.1) 410–455 (15)	440.8 (1.0) – (71)
Длина клюва по коньку	53.5 (0.3) 46–66 (262)	51.9 (0.4) – (26)	52.9 (0.6) 51–55 (7)	53.7 (0.2) 52–56 (15)	56.3 (0.3) – (71)
Высота клюва на уровне гониуса	18.8 (0.6) 15–23 (248)	17.6 (0.1) – (26)	18.0 (0.2) 17–19 (7)	17.9 (0.2) 17–19 (15)	17.2 (0.1) – (71)
Голова с клювом	121.2 (1.9) 119–125 (3)	120.5 (0.6) – (26)	119.8 (1.3) 115–124 (7)	120.9 (0.9) 117–125 (9)	122.9 (0.3) – (71)
Киль грудины	86.8 (1.6) 84–90 (3)	80.9 (0.7) – (26)	84.4 (0.8) 81–88 (7)	84.5 (3.0) 80–89 (4)	80.4 (0.4) – (71)
Плюсна	65.1 (0.3) 53–80 (264)	64.9 (0.7) – (26)	59.2 (1.2) 55–63 (7)	66.1 (0.5) 61–69 (15)	66.9 (0.3) – (71)

* По: Татаринкова, 1975;
** По: Meirauskas et. al., 1991.

Балтики до Нижегородской области по сравнению с тем, что мы видим на его концах – в исходных ареалах того и другого вида. На это указывает и сопоставление размеров яиц чаек из разных регионов (табл. 2). Результаты кластерного анализа показывают также, что «балтийские» чайки с побережий Финского залива не принадлежат к генетически чистым популяциям *L. argentatus* – вопреки мнению, высказанному в работе Миераускаса с соавторами (Mierauscas et al., 1991) (рис. 2*б,* 2*в*).

Окрасочные признаки. В отличие от широко варьирующих и перекрывающихся размерных признаков серебристой чайки и хохотуньи, по крайней мере некоторые окрасочные признаки сохраняют несомненное постоянство и видоспецифичность на всем протяжении ареалов обоих видов. Сказанное касается, в частности, специфики рисунка на концах первостепенных маховых (рис. 3), а также окраски лап и кожистого кольца вокруг глаза. У всех подвидов серебристой чайки подотека окрашена в грязно-розовые

Таблица 2. Размеры яиц в разных популяциях комплекса *Lams argentatus – cachinnans – fuscus* в Европейской России

Таксон/ популяция	Регион	*n*	Длина *x (SE)* пределы варьирования	Ширина *x (SE)* пределы варьирования	Источник
argentatus	Белое море	50	74.6 (0.47) 67.1–83.2 ***	50.1 (0.23) 47.2–54.4 ***	Filchagov, 1991
argentatus x *omissus*	Балтийское море, Финский залив	57	69.8 (0.46) 61.1–80.1	48.4(0.19) 44.0–51.3	Наши данные
omissus	Рыбинское водо-хранилище	25	72.0 (0.54) 66.8–77.9	49.6 (0.04) 44.7–52.8	Наши данные
omissus x *cachinnans* (?)	Нижегородская область	332	н. д. 72.3 (0.20) 62.2–81.9 ***	49.9 (0.09) 44.2–55.3 ***	Монзиков, Панов, 1996
cachinnans	юго-западный Каспий	12	70.1 (0.26) 63.0–78.2	48.6 (0.14) 42.1–52.3	Панов и др.,
cachinnans	Черное море	6	72.8 63.3–80.5	50.4 44.6–58.5	1991 Костин,

Примечание. Различия между *argentatus* и каспийскими *cachinnans* достоверны при $p < 0{,}001$, между *artentatus* и чайками Рыбинского водохранилища – при $p < 0{,}001$ по длине и $p < 0{,}05$ по ширине. Различия между *cachinnans* и балтийской популяцией недостоверны. *$p < 0{,}05$, **$p < 0{,}01$; $p < 0{,}001$; н. д. – различия недостоверны.

тона, кольцо вокруг глаза желтое, иногда с оранжевым оттенком. У хохотуньи подотека желтая разных тонов, окраска кольца вокруг глаза варьирует от оранжево-красной до карминно-красной (Cramp, Simmons, 1983).

Сравнительный анализ фенотипического облика популяций чаек Белого моря (Кандалакшский залив), Балтийского моря (Финский залив), Рыбинского водохранилища (Ярославская обл.) и бассейна верхней Волги (Нижегородская обл.) показал, что лишь первая из этих популяций характеризуется полным набором видоспецифических окрасочных признаков серебристой чайки *L. argentatus.* В то же время, локализованные примерно в 750 км к югу популяции Финского залива отличаются от Беломорских (и от фенотипически сходных с ними популяций Баренцева моря) ярко выраженной изменчивостью окраски подотеки и окологлазничного кольца. Среди исследованных здесь 23 ос. ни одна не обладала типичной для серебристых чаек розовой окраской подотеки. У большинства особей она была окрашена в серый цвет с розоватым оттенком (зачастую с разной степенью примеси желтизны), у прочих – в разные оттенки желтого цвета. По существу, изменчивость окраски подотеки является скорее не прерывистой, а континуальной.

В известном смысле то же можно сказать об изменчивости цвета окологлазничного кольца, которое у меньшей части особей окрашено в желтый и желто-оранжевый цвет (как у типичных *L. argentatus*), а у прочих имеет светло-оранжевую либо ярко-оранжевую окраску (табл. 3). Таким образом, в популяции «серебристых чаек» Финского зали-

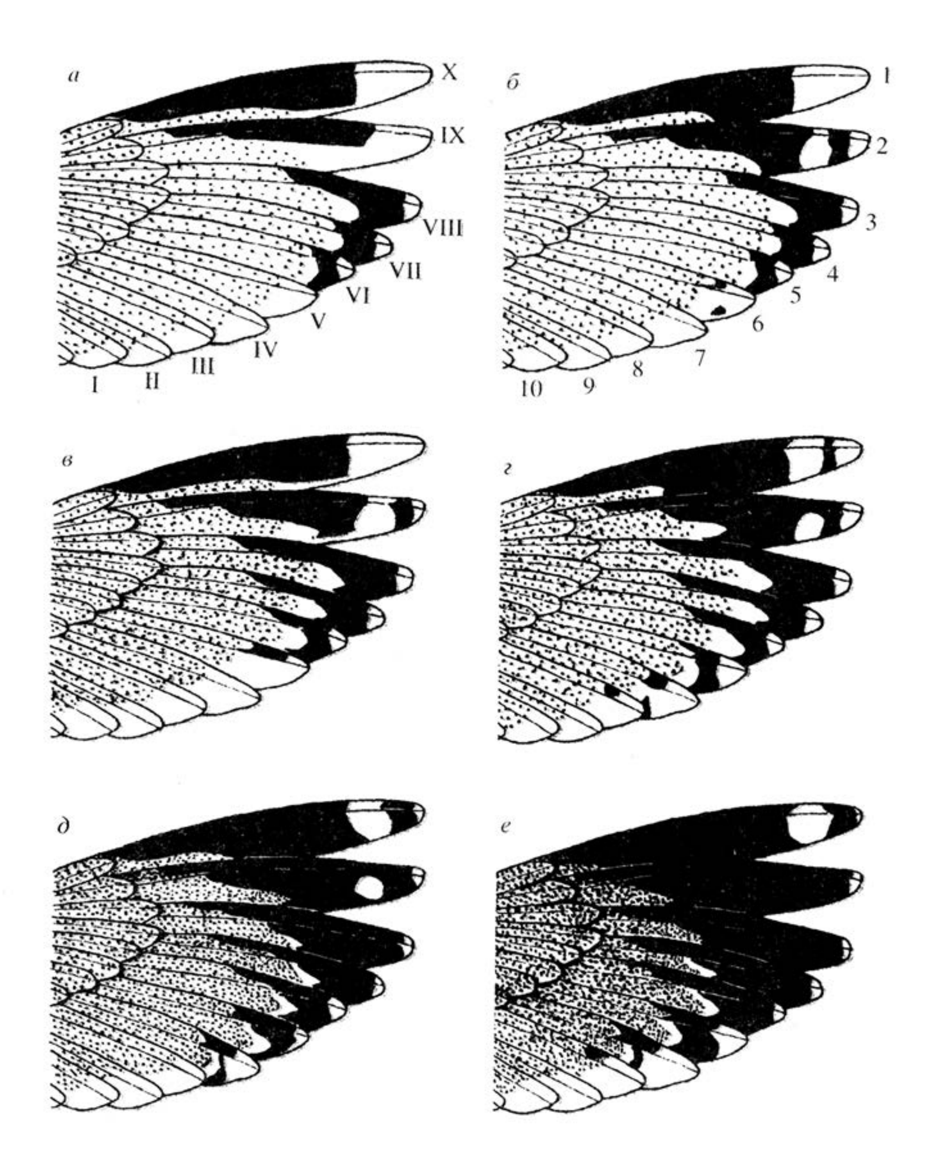


Рис. 3. Окраска первостепенных маховых у *Larus argentahts* (*а* – минимальная пигментация, *б* – максимальная: формы *L. cachinnans* (*в* и *г,* соответственно), *barabensis* (*д*) и *L.* (*fuscus*?) *heuglim* (*е*). Римскими цифрами показаны номера первостепенных маховых в соответствии с правилами научного описания структуры крыла, арабскими цифрами – их номера, считая от внешнего первостепенного махового.

ва наблюдается очевидный и весьма значительный приток генов некой иной формы, исходно обладающей теми самыми признаками, которые характеризуют, среди прочих, и автохтонные популяции хохотуньи. В популяциях, ареалы которых локализованы к юго-востоку от Финского залива, окраска лап и окологлазничного кожистого кольца либо варьирует сходным образом, но уже с преобладанием признаков хохотуньи (Ситниковские карьеры), либо полностью соответствует ее видоспецифическим характеристикам (Рыбинское водохранилище) (табл. 3).

Таблица 3. Окраска лап и кожистого кольца вокруг глаза в разных популяциях чаек Европейской России

Неоперенные участки	Окраска	Вид/популяция				
		argentatus, Баренцево море*	Балтийское море (23)	Рыбинское вдхр. (10)	Нижегородская обл. (37)	*cachinnans,* Каспийское море*
Подотека	Розовая	100.0	–	–	–	–
	Серо-телесная (иногда с желтизной)	_	69.6	100.0	8.8	–
	Желтая	–	30.4	–	91.2	100.0
Кожистое кольцо вокруг глаза	Желтое, желто-оранжевое	100.0	39.1	–	8.1	–
	Светло-оранжевое, оранжевое	–	60.9	100.0	83.8	–
	Оранжево-красное, красное	–	–	–	8.1	100.0

* По многочасовым наблюдениям в колониях и по анализу видеозаписей.
Примечание. В скобках – число обследованных особей.

Аналогичная картина постепенного вытеснения признаков серебристой чайки признаками хохотуньи вырисовывается и при анализе географической изменчивости окраски первостепенных маховых на трансекте Баренцево море – Нижегородская обл. Как видно из рис. 3, уже у чаек Балтийского моря наблюдается заметное усиление пигментации первостепенных маховых по сравнению с тем, что имеет место в популяциях *L. argentatus* Баренцева и Белого морей. В выборке с о-ва Ремисаар 43.5% особей имеют сплошную черную перевязь на V первостепенном маховом (чего ни разу не отмечалось у *L. a. argentatus* из ее автохтонного ареала), а у некоторых птиц (8.7%) черный цвет распространяется также на IV маховое. Сказанное относится не только к «желтоногим» особям, зачастую практически не отличимым по окраске от типичных *L. cachinnans,* но и к «сероногим», которых некоторые авторы, как уже упоминалось, ошибочно рассматривают в качестве генетически чистых *L. argentatus.*

Примерно в 500 км к юго-востоку от места локализации рассмотренной балтийской популяции, в Вологодской обл. существует пространственно изолированная популяция чаек, которая начала формироваться лишь в конце 1960-х гг. на созданном в те годы Рыбинском водохранилище (Немцов, 1980). По сумме окрасочных признаков местные чайки полностью укладываются в диагноз *L. cachinnas.* У всех отловленных здесь особей подотека была окрашена в желтый цвет, а кольцо вокруг глаз – в оранжевый (табл. 3). По степени меланизацки на первостепенных маховых наша выборка но чайкам Рыбинского водохранилища также не отличается от выборки по *L. cachinnas* из исходного ареала этого вида (рис. 4).

Фенотипический облик чаек Ситниковских карьеров, расположенных еще далее к юго-востоку, ниже по течению Волги (Нижегородская обл.), подробно описан ранее (Монзиков, Панов, 1996, 1996*а*). В целом основная масса местных чаек по сумме окра-

сочных признаков чрезвычайно сходны с чайками Рыбинского водохранилища (табл. *2,* рис 3). Присутствие в, колонии немногочисленных особей с красным окологлазничным кольцом и с гипертрофированным развитием меланинов на вершине крыла (черный цвет распространяется на III первостепенное маховое) мы связываем с притоком в колонию генов из ареалов сильно пигментированных форм *heuglini* (Монзиков,, Панов, 1996, 1996а) и/или *barabensis.*

Подводя итог сказанному в этом разделе, можно констатировать существование клинальной изменчивости по степени меланизации маховых на трансекте, пролегающем с северо-запада на юго-восток, от южной границы ареала *L. argentatus* в Фенноскандии в направлении северной границы области распространения *L. c. cachinnans* (в частности, в нижнем течении Волги и в северном Каспии).

Сигнальное поведение

Как было показано ранее, сигнальное поведение серебристой чайки и хохотуньи четко различаются по целому ряду параметров. Это в равной степени относится и к акустическим и к моторным компонентам сигнализации этих видов (Панов и др., 1991). Все использованные методы статистического анализа географической изменчивости структуры «долгого крика» на трансекте дают сходные результаты. Выявляется постепенное изменение в соотношении сигналов, видоспецифичных для серебристой чайки и хохотуньи в направлении с северо-запада на юго-восток. Все 58 сигналов, записанные в популяциях 1 и 2 (Баренцево и Белое моря), опознаются классификационной функцией как относящиеся к единой совокупности при *p* = 1 (тип «*argentatus*»). В балтийской популяции доля таких сигналов составляет 87.5%, на Рыбинском водохранилище – 63.1%, в Нижегородской обл. – 44.2%. В то же время доля сигналов, опознаваемых при дискриминации как типичные для *L. cachinnans,* увеличивается от 4.2% в балтийской популяции до 31.5% в популяции Рыбинского водохранилища и до 53.9% в Нижегородской обл. В последних двух популяциях

Рис. 4. Увеличение степени пигментации первостепенных маховых на трансекте Кольский п-ов – Нижегородская обл. и при переходе в ареал хохотуньи *L. cachinnans.* Показаны доли особей с черными отметинами на маховых с VI до III (слева) и степень почернения V махового (справа); *а, б* – автохтонный ареал *L. argentatus* (Баренцево море, Белое море); *в, г* – Финский залив Балтийского моря (соответственно, «розовоногие» и «желтоногие» особи); *д* – Рыбинское водохранилище (*omissus*)*; е* – Нижегородская обл.; *ж* – автохтонные популяции *L. cachinnans.* Цифрами показано число осмотренных особей. 1 – черная отметина отсутствует, 2 – черная отметина только на внешнем опахале пера, 3 – сплошная черная перевязь.

немногие сигналы опознаются при дискриминации как промежуточные (5.3 и 1.9%, соответственно). Общая картина степени сходства между изученными популяциями по их акустическим характеристикам, выявленная методами дискриминантного и кластерного анализа, показана на рис. 5 и 6.

В популяции Рыбинского водохранилища, где акустические характеристики долгого крика соединяют в себе признаки обоих видов, была поведена также видеосъемка моторных компонентов данного сигнала. При этом оказалось, что все 27 зафиксированных на видеопленку демонстраций соответствовали моторике, типичной для серебристой чайки, хотя по окраске оперения, лап и окологлазничного кольца местные чайки в целом укладываются в спектр изменчивости, характерный для хохотуньи.

Помимо долгого крика на магнитную пленку были записаны и другие сигналы из акустического репертуара чаек изученных популяций. Их сравнительному анализу будет посвящена специальная работа. Проведенный к настоящему времени анализ сонограмм показал, что в популяциях Рыбинского водохранилища и Нижегородской области численно преобладают особи, повседневные позывки которых отвечают характеристикам этого сигнала у хохотуньи. Доля птиц, обладающих типичными повседневными позывками *L. argentatus,* судя по предварительным данным, заметно уменьшается на трансекте Финский залив – Рыбинское водохранилище – Нижегородская обл.

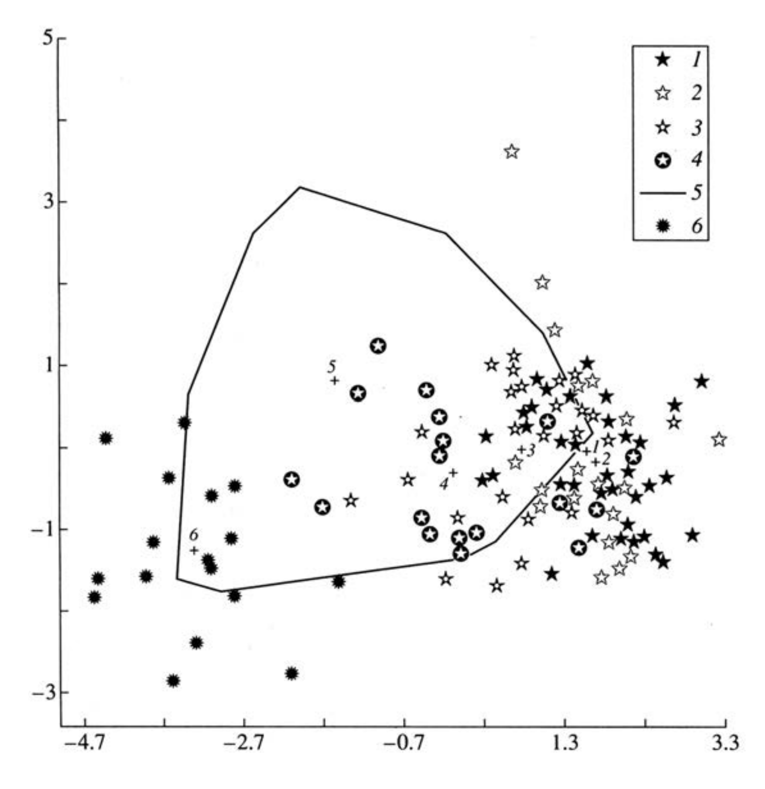


Рис. 5. Распределение точек, соответствующих фонограммам «долгого крика» у чаек изученных популяций, в пространстве двух первых осей: 1, 2 – исходный ареал *L. argentatus* (Баренцево море и Белое море, соответственно); 3 – Финский залив Балтийского моря; 4 – Рыбинское водохранилище; 5 – Нижегородская обл. (отдельные точки не приведены, показаны только центроид и размах вариаций); 6 –исходный ареал *L. cachinnans* (юго-восточный Каспий).

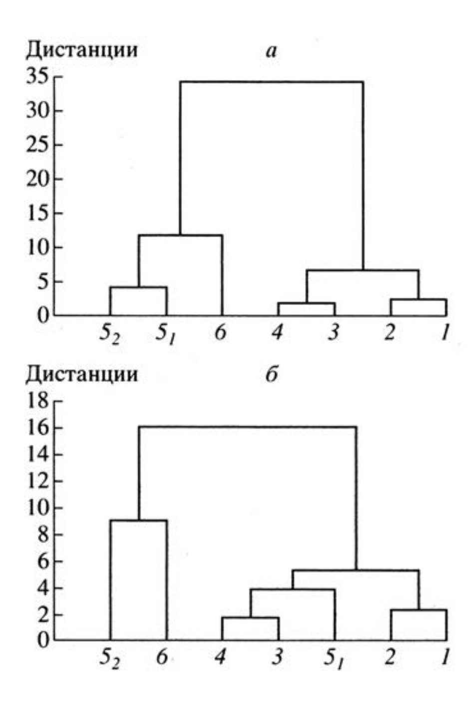


Рис. 6. Результаты кластерного анализа фонограммам «долгого крика» чаек изученных популяций (дистанции Махаланобиса для выделенных групп): *а* – метод Уорда, *б* – метод невзвешенной средней связи. Номера популяций (групп) как на рис. 5. Группа 5_1 – выборка из Нижегородской обл. по сигналам «типа *argentatus*», 5_2 – то же, по сигналам «типа *cachinnans*».

Сравнительный анализ ДНК

С использованием двух эмпирически подобранных 10-членных праймеров удалось обнаружить паттерны распределения фрагментов ДНК (генетические маркеры), специфичные для изученных популяций серебристой чайки и хохотуньи. Имея в руках эти данные, мы проанализировали встречаемость этих видоспецифических паттернов в популяциях, чьи ареалы локализованы на территориях, разделяющих области гнездования *L. argentatus* и *L. cachinnans.*

При работе с праймером N 29 в исследованных выборках выявлены четыре паттерна (условно обозначаемых как паттерны A, B, C и D). Из них один (A) присутствует во всех изученных популяциях, причем доли несущих его особей изменяются от популяции к популяции нерегулярно, что может быть связано с относительно небольшим размером выборок. Два паттерна (B и D) найдены только в ареале *L. argentatus,* и один (C) оказался видоспецифичным для *L. cachinnans* (табл. 4). Паттерны B и D имеют общий элемент (полоса № 3 в табл. 4). Доля особей, несущих элемент № 3, сокращается от 58,5% в популяциях *L. argentatus* до 17.7% в Нижегородской обл. (различия достоверны при $p = 0.01$). Эти результаты хорошо согласуются с предположением об интрогрессии генов *argentatus* в районы, локализованные в верхнем и среднем течении Волги. Что касается паттерна C, то он обнаружен у 31.6% особей в популяциях *L. cachinnans,* но не найден, вопреки ожиданиям, ни в одной из популяций в бассейне среднего и верхнего течения Волги.

При анализе распределения продуктов амплификации ДНК с другим праймером (N 45), в области 550-600 нуклеотидов выявлено 4 варианта паттернов, обозначаемых для

Таблица 4. Частота встречаемости в исследованных популяциях различных паттернов, получаемых при амплификации ДНК с праймером 29

Вид/ популяция	Регион (число исследованных особей)	Элементы паттерна	Варианты паттернов				Доля присутствия элементов паттерна (%)
			A	B	C	D	
argentatus	Баренцево море (10)	№ 1	+	+	(+)		80.0(8)
		№2			(+)		0.0
		№3		+		+	50.0(5)
		доля присутствия паттерна (%) (*n*)	50.0 (5)	30.0 (3)	0.0	20.0 (2)	
	Белое море (7)	№ 1	+	+	(+)		71.4(5)
		№2			(+)		0.0
		№3		+		+	71.4(5)
		доля присутствия паттерна (%) (*n*)	28.6 (2)	42.8 (3)	0.0	28.6 (2)	
	Всего (17)	№ 1	+	+	(+)		76.5(13)
		№2			(+)		0.0
		№3		+		+	58.8(10)
		доля присутствия паттерна (%) (*n*)	41.2 (7)	35.3 (6)	0.0	23.5 (4)	
Промежуточные популяции	Балтийское море (15)	№ 1	+	+	(+)		100.0(15)
		№2			(+)		0.0
		№3		+		(+)	20.0(3)
		доля присутствия паттерна (%) (*n*)	80.0 (12)	20.0 (3)	0.0	0.0	
	Рыбинское вдхр. (13)	№ 1	+	+	(+)		100.0(13)
		№2			(+)		0.0
		№3		+		(+)	30.8(4)
		доля присутствия паттерна (%) (*n*)	69.2 (9)	30.8 (4)	0.0	0.0	
	Нижегородская обл. (17)	№ 1	+	+	(+)		100.0(17)
		№2			(+)		0.0
		№3		+		(+)	17.7(3)
		доля присутствия паттерна (%) (*n*)	82.3 (14)	17.7 (3)	0.0.	0.0	
cachinnans	Азовское море. Каспийское море (19)	№ 1	+	(+)	(+)		100.0(19)
		№2			(+)		31.6(6)
		№3		(+)		(+)	0.0
		доля присутствия паттерна *%%* (*n*)	68.4 (13)	0.0	31.6 (6)	0.0	

удобства литерами E, F, G и H (табл. 5). Из них только первый присутствует во всех изученных популяциях, причем встречаемость его не обнаруживает каких-либо закономерных изменений на обследованном трансекте. Показатели частоты встречаемости паттерна F также изменяются нерегулярно в популяциях из автохтонного ареала *L. argentatus* и в популяциях чаек из бассейна верхнего и среднего течения Волги. Однако этот паттерн отсутствует в автохтонной популяции *L. cachinnans,* так что его можно

Таблица 5. Частота встречаемости в исследованных популяциях различных паттернов, получаемых при амплификации ДНК с праймером 45

Вид/ популяция	Регион (число исследованных особей)	Элементы паттерна	Варианты паттернов				Доля присутствия элементов паттерна (%)
			E	F	G	H	
argentatus	Баренцево море	№ 1				(+)	0.0
		№2		+	+		62.6(5)
		№3			+	(+)	37.5(3)
		доля присутствия паттерна (%) (/?)	37.5 (3)	25.0 (2)	37.5 (3)	0.0	
	Белое море (6)	№ 1				(+)	0.0
		№2		+	(+)		50.0(3)
		№3			(+)	(+)	0.0
		доля присутствия паттерна (%) *(n)*	50.0 (3)	50.0 (3)	0.0	0.0	
	Всего (14)	№ 1				(+)	0.0
		№2		+	+		57.1(8)
		№3			+	(+)	21.0(3)
		доля присутствия паттерна (%)*(n)*	42.9 (6)	35.7 (5)	21.4 (3)	0.0	
Промежуточные популяции	Балтийское море (16)	№ 1				+	12.5(2)
		№2		+	+		25(4)
		№3			+	+	25(4)
		доля присутствия паттерна (%) (/?)	62.5 (10)	12.5 (2)	12.5 (2)	12.5 (2)	
	Рыбинское вдхр. (12)	№ 1				(+)	0.0
		№2		+	+		58.3(7)
		№3			+	(+)	1.7(2)
		доля присутствия паттерна (%)(«)	41.6 (5)	41.6 (5)	16.8 (2)	0.0	
	Нижегородская обл. (23)	№ 1				+	21.7(5)
		№2		+	+		39.1(9)
		№3			+	+	39.1(9)
		доля присутствия паттерна (%) (/;)	39.1 (9)	26.1 (6)	13.0 (3)	21.7 (5)	
cachinnans	Азовское море	№ 1				+	18.2(2)
		№2		(+)	(+)		0.0
		№3			(+)	+	18.2(2)
		доля присутствия паттерна (%)*(n)*	81.8 (9)	0.0	0.0	18.2 (2)	

считать видоспецифическим для *L. argentatus.* То же самое справедливо и для паттерна G, концентрация которого устойчиво снижается (от 21.4% до нулевого значения) в направлении от ареала *L. argentatus* к ареалу *L. cachinnans.* Таким образом, присутствие паттернов F и G в фенотипически промежуточных популяциях можно расценивать как свидетельство диффузии генов *argentatus* в популяции бассейна средней Волги. На существование альтернативного процесса (диффузии генов *cachinnans* в популяции названного региона) указывает характер встречаемости паттерна H. Он обнаружен во всех

изученных популяциях, за исключением популяции Рыбинского водохранилища и тех, что локализованы в пределах автохтонного ареала *L. argentatus.* Отсутствие этого паттерна у чаек Рыбинского водохранилища может быть результатом ограниченного размера выборки из этого региона. Не исключено также, что причина коренится в замкнутом характере данного географического изолята, генетические процессы в котором, вероятно, определяются в значительной мере «принципом основателя». Какое из этих предположений более соответствует истине, покажут дальнейшие исследования.

Обсуждение

Согласно изложенным данным, территория европейской части России в бассейне верхнего и среднего течения Волги населена чайками, которые явно не укладываются в диагнозы *L. argentatus* и *L. cachinnans,* но по сумме окрасочных и поведенческих признаков стоят гораздо ближе к последнему виду (см. Монзиков, Панов, 1996*а*). В регионах, расположенных далее к северо-западу от этих территорий (на побережье Балтийского моря), документирована свободная гибридизация и интерградация этих «желтоногих» чаек с номинативным подвидом *L. argentatus* (Mierauscas et al., 1991, настоящее исследование). Из гибридогенных популяций Балтийского моря поток генов *L. argentatus* распространяется в юго-восточном направлении и прослеживается по крайней мере до Нижегородской обл. В этом регионе нами обнаружены также генетические признаки, характерные только для изученной популяции *L. cachinnans.* Таким образом, можно обоснованно говорить о существовании встречных генных потоков из ареалов *L. a. argentatus* и *L. c. cachinnans,* идущих через ареал «желтоногих» чаек бассейна Волги.

В связи со сказанным возникают два вопроса, один из которых касается истории изменения ареалов больших белоголовых чаек в Восточной Европе, а второй лежит в области таксономии и номенклатуры. Говоря конкретнее, следует обсудить, во-первых, происхождение «желтоногих» чаек бассейна Волги и, во-вторых, их нынешний номенклатурный статус. Рассмотрим эти две проблемы в предложенном порядке.

Принято полагать, что бассейн верхнего и среднего течения Волги начал колонизоваться чайками лишь в последние десятилетия (Немцев, 1980; Юдин, Фирсова, 1988; Панов, Монзиков, 1996). Гипотетически можно назвать по крайней мере три плацдарма, откуда чайки могли вселяться в рассматриваемый регион. Это, во-первых, побережье Балтики, где обитают полиморфные популяции, сформировавшиеся в первой половине нашего века в результате гибридизации между «розовоногими» *argentatus* и «желтоногими» *omissus,* первоначально ограниченными в своем распространении внутренними водоемами восточной Фенноскандии и, вероятно, Прибалтики (Voipio, 1981; Mierauskas et al., 1991). Во-вторых, заселение бассейна Волги могло идти с юга, из ареала *L. cachinnans.* И, наконец, третий вариант предполагает вселение чаек из популяций в области Онежского и Ладожского озер, где, по нашему предположению, могут до сих пор существовать автохтонные популяции «желтоногих» *omissus,* которые в силу своей значительной пространственной изоляции затронуты влиянием генов *argentatus* в наименьшей степени. Именно отсюда могло в 50-х гг. заселяться созданное тогда Рыбинское водохранилище, где популяция чаек сохраняет до сих пор мономорфизм по окраске подотеки, что было бы маловероятным при заселении этого водоёма полиморфными по данному признаку чайками Прибалтики. Рыбинские чайки отличаются от всех прочих популяций укороченной плюсной (табл. 1), что также требует своего объяснения. Один из путей поиска такого объяснения – это сравнение популяции Рыбинского водохранилища с чайками верховых болот Онежско-Ладожского бассейна, где специальных исследований до сих пор не проводилось. Суммируя все сказанное здесь, следует подчеркнуть, что ни один из предложенных сценариев не исключает любого

другого, так что не исключено, что все три процесса идут параллельно, хотя, возможно, с разной интенсивностью (рис. 1).

Обратимся теперь к вопросу о таксономическом статусе «желтоногих» чаек бассейна Волги. В настоящей работе было показано, что они характеризуются вполне определенным своеобразием морфометрических и окрасочных признаков, и на этом основании заслуживают статуса самостоятельного таксона ранга подвида. На наш взгляд, для него имеет смысл сохранить существующее уже имя *omissus.* В этом отношении мы расходимся с точкой зрения Езу с соавторами (Yesou et al., 1994), которые считают, что данное имя не должно использоваться в дальнейшем, поскольку оно с самого начала не соответствовало какому-либо четкому диагнозу, а затем было скомпрометировано неаккуратным, подчас совершенно произвольным использованием. Примером тому может служить присвоение этого имени всем популяциям чаек Фенноскандии (Дементьев, 1951), в том числе и тем, которые по общепризнанному сейчас мнению принадлежат к номинативной форме *L. a. argentatus.*

Однако следует иметь в виду, что специалисты по интересующей нас группе при использовании имени *omissus* всегда имели в виду именно «желтоногих» чаек внутренних водоемов, предполагая, что фенотипическое и генетическое их своеобразие сохранялось до начала колонизации ими биотопов приморских популяций «розовоногих» серебристых чаек *L. argentatus,* которая открыла возможность широкой гибридизации между теми и другими (см. Панов, Монзиков, 1996). Данные, изложенные в настоящей работе, позволяют предположить, что популяции бассейна Волги могли сформироваться в результате расселения чаек в южном и юго-восточном направлении из исконного ареала *omissus.* До тех пор, пока эта гипотеза не будет опровергнута, мы не видим достаточных оснований отказаться от использования имени *omissus* в применение к названным популяциям.

Другой вопрос, в составе какого вида – серебристой чайки или хохотуньи – следует рассматривать данный таксон. Мнения разных авторов в этом отношении кардинально различны, причем легко подобрать доводы в пользу каждой из двух альтернативных точек зрения. Впрочем, одна из последних попыток доказать принадлежность прибалтийских «желтоногих» чаек типа *omissus* к виду *L. argentatus* (Mierauskas et at, 1991) не увенчалась успехом, хотя авторы привлекли для подтверждения своей позиции хороший эмпирический материал.

Однако внимательный анализ полученных ими результатов свидетельствует скорее против выдвинутой ими гипотезы, поскольку популяция *omissus* верховых болот Тейшу (Литва) по морфометрическим характеристикам оказалась гораздо более сходной с *L. cachinnans,* нежели популяция Ленинградской области (*argentatus* × *omissus),* которую авторы ошибочно рассматривают в качестве эталонной для *L. argentatus* (см. табл. 1 в указанной статье и табл. 1 в настоящей работе). Вопреки мнению Миераускаса с соавторами и ряда других исследователей, мы считаем, что интересующий нас таксон по сумме признаков наиболее близок к хохотунье и номенклатурно может рассматриваться в качестве подвида *L. cachinnans omissus,* хотя фактически, как показано в настоящей работе, он имеет несомненное гибридное происхождение.

Мы присоединяемся к мнению тех авторов, которые считают, что подвид *omissus* сформировался в восточной Фенноскандии и в соседних регионах в результате давней инвазии *L. cachinnans* из южных участков ее ареала (см., например, Voipio, 1981). Следует подчеркнуть, что существуют также факты, которые можно было бы выставить в качестве аргументов против такого заключения. Так, нам не удалось обнаружить в некоторых популяциях бассейна Волги (в частности, в популяции Рыбинского водохранилища) генетических признаков, характеризующих автохтонные популяции *L. cachinnans.* Таковы рассмотренные выше паттерны C и H. Мы не наблюдали в этих популяциях и демонстра-

ции долгого крика с подниманием крыльев, столь характерной для номинативной *L. c. cachinnans.* Однако, как показывают исследования последних лет, разные подвиды одного вида у чаек могут достигать значительного уровня морфобиологической дифференциации, различаясь в настоящее время по целой сумме признаков. Это касается, в частности, и вида *L. cachinnans*, внутри которого номинативная раса и раса *michahelis* дивергировали настолько значительно, что у некоторых исследователей появляются сомнения в их конспецифичности[3]. Показательно, что у *michahelis,* как и у *omissus,* не описана реакция поднимания крыльев при демонстрации «долгий крик» (Garner, Quinn, 1997).

В заключение мы еще раз хотим подчеркнуть высоко динамичный характер взаимоотношений между таксонами, которые в соответствии с весьма живучими традициями музейной систематики зачастую рассматриваются как окончательно сложившиеся общности, сохраняющие в пределах своих ареалов однажды заданный генотип и неизменный фенотипический облик. Этот типологический подход оказывается полностью неприменимым в отношении и интересующего нас комплекса *Larus argentatus – cachinnans – fuscus,* который дает яркий пример микроэволюции, продолжающейся у нас на глазах. Здесь открывается простор для тестирования всего спектра гипотез, сформулированных в современной теории эволюции, так что движение вперед тормозится лишь весьма ощутимым недостатком конкретных сведений о морфобиологическом облике тех или иных таксонов и об их реальных взаимоотношениях в зонах вторичного контакта.

Литература

Дементьев Г.П. 1951. Отряд чайки. С. 372-603 в: Птицы Советского Союза 3. М.: Наука.

Костин Ю.В. 1983. Птицы Крыма. М.: Наука. 240 с.

Майр Э. 1969. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.

Монзиков Д.Г., Панов Е.Н. 1996. Аллопатрическая гибридизация в комплексе серебристая чайка – хохотунья – клуша: структура смешанной колонии Ситниковских карьеров (Нижегородская обл.). Зоол. журн. 116(3): 369-383.

Монзиков Д.Г., Панов Е.Н. 1996*а*. Аллопатрическая гибридизация в комплексе серебристая чайка – хохотунья – клуша (*Larus argentatus – cachinnans – fuscus*) (Aves, Charadriiformes). Докл. Акад. Наук 349(4): 571-574.

Немцев В.В. 1980. Состояние численности некоторых видов птиц Рыбинского водохранилища за последние тридцать лет. С. 192-193 в: Комплексное изучение и рациональное использование природных ресурсов. Калинин.

Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Грабовский В.И. 1991. Биология гнездования поведение и таксономия хохотуньи *Larus cachinnans.* 3. Видоспецифичность коммуникативных сигналов. Зоол. журн. 70(3): 73-89.

Татаринкова И.П. 1975. Морфология чаек Айновых островов (вес и экстерьерная характеристика гнездящейся части популяции *Larus marinus* L. и *L. argentatus* Pontopp.). С. 171-185 в: Труды Кандалакшского гос. заповедника 9.

Юдин К.А., Фирсова Л.В. 1988. Серебристая чайка. С. 126-145 в: Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука.

Cramp S., Simmons K.E.L. (eds.) 1983. The birds of the Western Palearctic 3. Oxford: Oxford Univ. Press. 913 p.

Filchagov A.V. 1993. Armenian Gull in Armenia. Brit. Birds 86: 550-560.

Garner M., Quinn D. 1997. Identification of yellow-legged gulls in Britain. Brit. Birds 90: 25-62.

Ingolfsson A. 1970. Hybridization of glaucous gulls *Larus hyperboreus* and herring gulls *L. argentatus* in Iceland. Ibis 112: 340-362.

[3] Как оказалось, *L. cachinnans* и *L. michahelis* – это хорошие виды, принадлежащие к тому же разным филетическим линиям в комплексе больших белоголовых чаек (Liebers-Helbig et al., 2010).

Liebers-Helbig D., V. Sternkopf, Helbig A.J., de Knijff P. 2010. The herring gull complex (*Larus argentatus - fuscus - cachinnans*) as a model group for recent Holarctic vertebrate radiations. Pp. 351-370 in Evolution in action (Glaubrecht M. ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. http://gull-research.org/papers/gullpapers1/2010-Herring%20Gulls-Springer%20Verlag.pdf

Mierauskas P., Greimas E., Buzun V. 1991. A comparison of morphometrics wing-tip pattern and vocalizations between yellow-legged herring gulls (*Larus argentatus*) from Eastern Baltic and *Larus cachinnans.* Acta Omithol. Lituanica 4: 3-26.

Spear L.B. 1987. Hybridization of glaucous and herring gulls at the Mackenzie Delta, Canada. Auk 104: 123-125.

Voipio P. 1981. Roduntutkimusta oppicoulun vuosikertomuksessa yli 40 vuoden takaa. Ornis fenn. 58(2): 83-88.

Yesou P. 1991. The sympatric breeding of *Larus fuscus, L. cachinnans* and *L. argentatus* in western France. Ibis 113: 256-263.

Yesou P., Filchagov A.V., Dubois Ph.J. 1994. An answer to Chylarecki's comments on the «new Herring Gull taxonomy». Brit. Birds 87: 73-78.

15. Новые данные по взаимоотношениям двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрывания их ареалов[1]

Взаимоотношения между обыкновенной и белошапочной овсянками представляет особый интерес в русле исследований роли межвидовой гибридизации в микроэволюции. Эти формы, хорошо дифференцированные по морфологическим и этологическим признакам, симпатричны на обширных территориях Западной и Средней Сибири. Зона симпатрии продолжает расширяться за счет экспансии птиц с фенотипом обыкновенной овсянки в ареал другого вида в Прибайкалье. На всем протяжении зоны контакта особи с обликом фенотипических гибридов вполне обычны, хотя их концентрация значительно варьирует в пространстве и во времени. Большинство этих гибридов, как мы полагаем, являются потомками всевозможных вариантов возвратных скрещиваний, поскольку количество прямых наблюдений за размножением пар *E. citrinella* × *E. leucocephalos* исчезающе мало. Интересно, однако, что при столь низком уровне начальной гибридизации выявляются регионы, где ситуация может быть обозначена как «скопление гибридов» (термин из работы: Майр, 1947), Один из таких районов локализован в западных и южных предгорьях Колыванского хребта (северо-западный Алтай). По данным абсолютных учетов, проведенных с 12 по 20 июня 2001 г, в окрестностях г. Рубцовск около половины наблюдавшихся самцов (47.6%) могли быть отнесены к категории фенотипически чистых обыкновенных овсянок, тогда как 52.4% определены как бесспорные гибриды. При этом, однако, не обнаружено ни одной особи с фенотипом белошапочной овсянки (Панов и др., 2003; Panov et al., 2003),

Для объяснения подобного соотношения фенотипов могут быть выдвинуты две гипотезы. Первая состоит в том, что в данном регионе существует локальная популяция со смешанным генофондом, обязанным давней начальной гибридизации *E. citrinella* × *E. leucocephalos.* Согласно этой гипотезе, здесь идет скрещивание гибридов «в себе», ведущее к закономерному выщеплению признаков белошапочной овсянки. Эта гипотеза может быть тестирована с применением молекулярно-генетических методов (результаты этих исследований представлены нами в другой работе).

Согласно другой гипотезе, возможна миграция генов (по череде поколений либо за счет дисперсии особей *E. leucocephalos*) из какого-либо соседнего региона, где представлена генетически чистая популяция белошапочной овсянки. Эта гипотеза, в отличие от первой, может быть проверена в ходе непосредственных полевых наблюдений. Для их осуществления был избран район, охватывающий крайний юг Западной Сибири, а также северо-западный и центральный Алтай, где белошапочная овсянка была вполне обычным видом в первой половине прошлого века (Сушкин,1938; Панов, 1973; Стахеев, 2000).

Материал и методы

Исследования проводили в разгар гнездового сезона, с 9 июня по 9 июля 2005 г. в 6 точках на трансекте протяженностью 606 км и в 7 точках (370 км) с 28 апреля по 15 июня 2006 г. Учеты овсянок проведены в следующих локалитетах: окрестности новосибирского Академгородка, пос. Рассказиха близ Барнаула (2005 и 2006 гг.), пос. Сростки (35 км к югу от Бийска), в окрестностях Горно-Аалтайска (пос. Верхний Карагуж и Соузга), пос. Черга (2005 и 2006 гг.), Артыбаш, Топучая, Хабаровка, Чибит, Усть-Улаган и урочище Талдуаир. В 2006 исследованы долина также р. Чулышман и северный

---

[1] Е.Н. Панов, А.С. Рубцов, М.В. Мордкович. Зоол. ж., 2007 86(11): 1362-1378

берег Телецкого озера (пос. Артыбаш) (рис. 1). В статье использованы данные, полученные в период с 25 мая по 10 июня 2003 г. в окрестностях г. Змеиногорск (пос. Колывань).

При учетах овсянок использовали метод подманивания их на видоспецифическую песню, проигрываемую через динамик. Если в ответ на звукозапись в поле зрения появлялась овсянка, на открытое место выставляли клетку с птицей того же вида. В большинстве случаев хозяин территории реагировал приближением к клетке, что позволяло двум наблюдателям рассмотреть его фенотип с расстояния не более 10 м. Для этого использовали 8× и 16× бинокли. Если овсянка вела себя достаточно агрессивно по отношению к птице в клетке, предпринималась попытка поймать ее лучком, выставленным рядом с клеткой, либо паутинной сетью, которую устанавливали, временно убрав клетку с птицей. Перед отловом при удачных стечениях обстоятельств песню каждой данной овсянки записывали на портативный магнитофон Sony BM-21.

В 6 точках из 11 указанных учет проводили по описанной схеме с автомобиля. При соответствии ландшафта предпочитаемым местообитаниям овсянок машину останавливали примерно через каждые 100 м. Локализацию каждой остановки (вне зависимости от

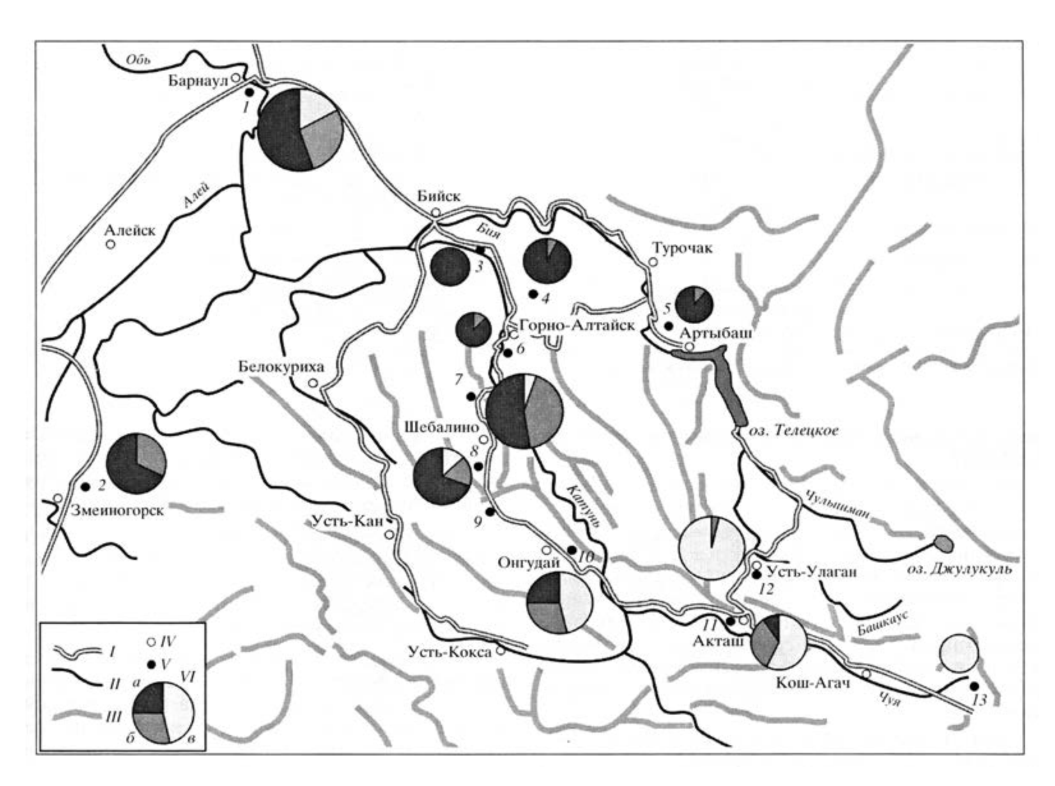


Рис. 1. Карта маршрута и фенотипический состав популяций обыкновенной и белошапочной овсянок на Алтае (по данным визуальных учетов авторов за 2003, 2005 и 2006 гг.). I – основные дороги; II – реки; III – горные хребты IV – города и поселки; V – места наблюдений: 1 – с. Рассказиха и Бобровка, 2 – с. Колывань, 3 – с. Сростки, 4 – с. Карагуж, 5 – пос. Артыбаш, 6 – с. Соузга, 7 – с. Черга, *8* – с. Топучая, 9 – Семинский перевал, 10 – с. Хабаровка, 11 – с. Чибит и Акташ, 12 – пос. Усть-Улаган, 13 – урочище Талдуаир; VI – фенотипический состав популяций: *а* – «*E. citrinella*» (фенотипические классы 1 и 2 – см. табл. 1), *б* – гибриды (фенотипические классы 3 и 4), *в* – «*E. leucocephalos*» (фенотипические классы 5 и 6), размеры круговых диаграмм соответствуют объему выборки (max = 47).

присутствия или отсутсвия овсянок) фиксировали с помощью прибора GPS. В шестой точке (окрестности пос. Черга) те же операции проделывали на пеших маршрутах.

Всего было учтено 90 овсянок и поймано 28. Пойманных птиц измеряли по стандартной методике и фотографировали цифровой камерой. После взятия у овсянки пробы крови для дальнейшего генетического анализа птицу кольцевали, метили красителями во избежание повторного учета и выпускали.

Фенотипы пойманных самцов и тех, которых удалось достаточно хорошо рассмотреть, описаны по схеме, приведенной ранее (Панов и др., 2003). Все разнообразие окрасочных вариантов может быть описано как сочетание трех признаков, для каждого из которых характерна количественная изменчивость. Для ее описания мы использовали балльную оценку:

Признак I – общий тон окраски контурного оперения: желтый (балл 0) или белый (балл 15).

Признак II – «каштановые усы»: каштановый цвет по бокам горла может отсутствовать (баллы 0–1 у типичных самцов обыкновенной овсянки) либо все горло каштановое (балл 7 у типичных самцов белошапочной). Гибриды характеризуются промежуточными состояниями этого признака (баллы 2–6).

Признак III – «окологлазничное кольцо»: каштановый цвет в области уздечки, вокруг глаз и позади них. Признак может отсутствовать (балл 0 у типичных самцов обыкновенной овсянки) либо вся означенная область окрашена в каштановый цвет (балл 7 у типичных самцов белошапочной). Гибриды характеризуются промежуточными состояниями этого признака (баллы 1–6).

Разные сочетания этих признаков дают почти идеальный континуум от окраски одного вида до окраски другого (рис. 2). Однако для удобства работы мы выделяем внутри континуума 6 основных фенотипических классов (табл. 1). Гибридный индекс для конкретной особи вычислялся как сумма баллов по каждому из 3 обозначенных признаков.

Вычисление гибридного индекса возможно только после осмотра птиц в руках, поскольку балл признака III («окологлазничное кольцо») при минимальных уровнях его

Таблица 1. Характеристики 6 фенотипических классов в зонах гибридизации обыкновенной и белошапочной овсянок

Кодовое обозначение фенотипов	Фенотипический класс	Признаки и их балльная оценка			Характеристика фенотипа
		I	II	III	
1	«Чистая» *E. citrinella*	0	0 – 1	0	«Типичная» *E. citrinella*
2	«*citrinella*»	0	1 – 2	0 – 2	В пределах изменчивости аллопатрических популяций *E. citrinella*
3	Желтый гибрид	0	3–7	3–7	Промежуточная окраска
4	Белый гибрид	15	0–5	0–5	Промежуточная окраска
5	«*leucocephalos*»	15	6–7	6–7	Желтизна на крыльях и/или незначительное недоразвитие каштанового цвета на голове
6	«Чистая» *E. leucocephalos*	15	7	7	«Типичная» *E. leucocephalos*

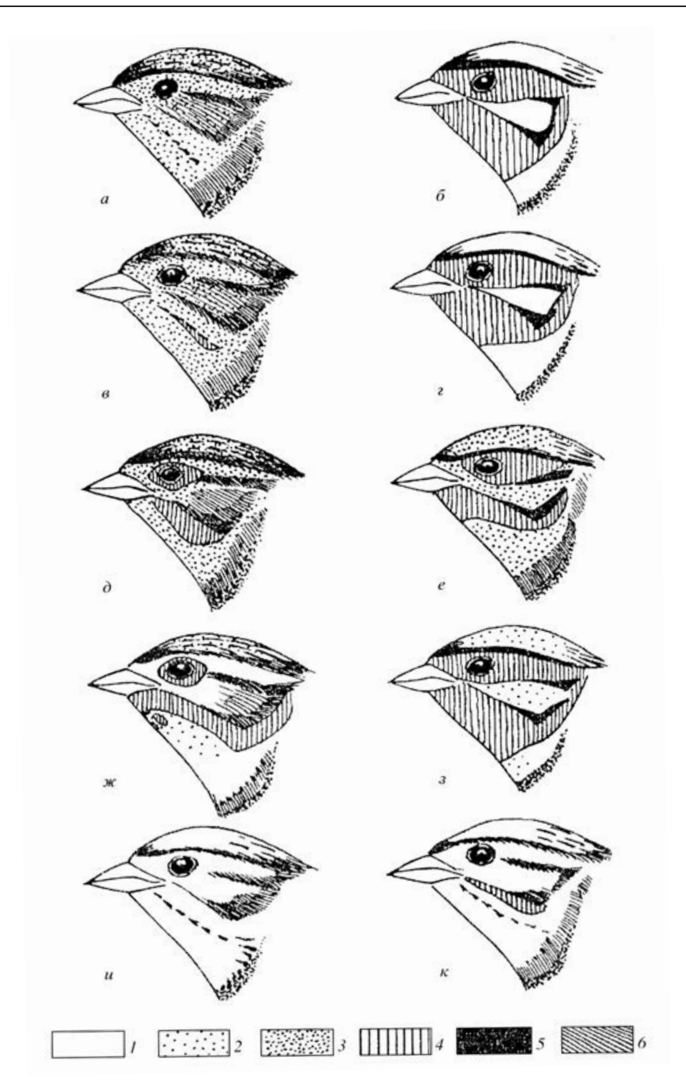


Рис. 2. Окраска головы самцов обыкновенной (*а*) и белошапочной (*б*) овсянок, уклоняющихся экземпляров (*е* – «*citrinella*», *г* – «*leucocephalos*») и некоторых вариантов окраски бесспорных гибридов (*д* – *к*). Цвета: 1 – белый; 2 – светло-желтый; 3 – желтый; 4 – каштановый; 5 – черный; 6 – разные оттенки серого и бурого (из: Панов, 1989).

выраженности не может быть оценен сколько-нибудь точно при рассматривании птицы в бинокль. В то же время признак II достаточно хорошо поддается такой оценке. Это позволяет включить в сравниваемые выборки не только пойманных особей, но и тех, которых удалось хорошо рассмотреть с близкого расстояния. В результате удалось сравнить фенотипическую композицию большинства изученных популяций, ориентируясь только на значения признака II.

Получены записи 106 вариантов песен 63 самцов обыкновенной овсянки и 45 вариантов 24 самцов белошапочной. Все фонограммы были разбиты на 10 групп в соответствии с местом записи (9 точек) и видовой принадлежностью птиц. Предварительный анализ изменчивости песен по количественным признакам показал, что в смешанных популяциях песни фенотипических гибридов не отличались от песен птиц с общим

обликом обыкновенной овсянки. Поэтому в выборках фенотипические гибриды объединены с обыкновенными овсянками. Измерено 9 количественных признаков песни, которые анализировались с помощью факторного и дисперсионного анализа.

Результаты

Фенотипический состав изученных популяций

Результаты проведенных учетов показали гетерогенность обследованного региона по фенотипическому составу изученных популяций, которая обусловлена в первую очередь явной неравномерностью распределения белошапочной овсянки на обследованном трансекте (табл. 2). Как видно из этой таблицы, особи с общим обликом белошапочной овсянки (фенотипические классы 5 и 6) были обнаружены только в двух регионах. Это 1) северный участок трансекта (с. Рассказиха в окрестностях Барнаула – 15.4%) и 2) южный его фрагмент, где доля таких особей прогрессивно возрастает с 7.9% в Черге до 100% в урочище Талдуаир.

Важно подчеркнуть, что белошапочная овсянка полностью отсутствует в наших учетах в 4 обследованных точках между с. Рассказиха и пос. Черга (расстояние около 360 км). Не найдена она и в популяции Колывани, размещенной примерно в 200 км к западу от Чуйского тракта в его средней части. Все это позволяет думать, что район Барнаула, с одной стороны, и южной части Чуйского тракта, с другой, населены группами популяций, в которых модусы динамики взаимоотношений между овсянками обыкновенной и белошапочной подчинены разным закономерностям. Поэтому материалы, касающиеся этих двух групп популяций, ниже будут рассмотрены по отдельности, как и данные относительно «промежуточных» между ними популяций из районов Бийска и Горно-Алтайска, представленных в основном «желтыми» овсянками типа обыкновенной.

Смешанная популяция обыкновенной и белошапочной овсянок на крайнем юге Западной Сибири

В окрестностях сел Бобровка и Рассказиха (около 40 км к югу от г. Барнаул) на протяжении двух полевых сезонов абсолютные учеты проводили на площади около 4 км^2 в следующие даты: 21–24 июня и 4-11 июля в 2005 г, 27 апреля – 10 мая и 12–15 июня в 2006 г. (в общей сложности 30 дней). Таким образом, наблюдениями были охвачены все стадии гнездового цикла овсянок – от начала гнездостроения до появления кочующих выводков. За это время учтено 52 овсянки, из которых 17 были пойманы.

Фенотипический состав смешанной популяции приведен в табл. 2. Сопоставление данных, полученных в разные годы, показало недостоверность наблюдаемых различий (различий ($ч^2 = 2.08$, $df = 4$, $p = 0.7$), что говорит о репрезентативности наших выборок.

Из таблицы следует, что в популяции явно преобладают фенотипически чистые обыкновенные овсянки (класс 1), тогда как численность белошапочной овсянки примерно в 3 раза ниже, При этом доля особей бесспорно гибридного происхождения (классы 3 и 4) достигает почти 30%, что указывает на достаточно значительный уровень интрогрессии.

Размещение территорий самцов разных фенотипов в пространстве. На имеющемся у нас о материале из этого региона не удалось уловить сколько-нибудь явных различий в биотопических предпочтениях овсянок обыкновенной и белошапочной. Самцы первого вида занимают здесь опушки смешанных лесов с разным соотношением в древостое двух доминирующих пород – березы и сосны. Проникают они также в те участки сомкнутого леса, где площадь открытых угодий с травостоем и кустарником увеличивается за счет прокладки проселочных дорог и просек (рис. 3А).

Немногие наблюдавшиеся нами самцы белошапочной овсянки встречены в точно таких же местообитаниях. В 2005 г, территории 3 самцов с фенотипом данного вида (классы 5 и 6) располагались в сфере взаимной слышимости (рис. 3А), Один из этих

Таблица 2 Фенотипический состав различных смешанных популяций обыкновенной и белошапочной овсянок на Алтае. По данным визуальных наблюдений за 2005–2006 гг.

популяция[1)]		фен. класс[2)]	1	2	3	4	5	6	∑	Хи-квадрат[3)]			
1	Рассказиха	n	22	4	6	7	0	8	47				
		%	46.8%	8.5%	12.8%	14.9%	0.0%	17.0%					
3	Сростки	n	9	1	0	0	0	0	10				
		%	90.0%	10.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%					
4	Карагуж	n	14	1	0	1	0	0	14	18.83			
		%	87.5%	6.3%	0.0%	6.3%	0.0%	0.0%		df=5			
5	Соузга	n	6	1	0	1	0	0	8	p=.002			23.35
		%	75.0%	12.5%	0.0%	12.5%	0.0%	0.0%		**			df=5
13	Артыбаш	n	7	1	0	1	0	0	9				p=0.000
		%	77.8%	11.1%	0.0%	11.1%	0.0%	0.0%					***
	Сумма	n	36	4	0	3	0	0	43				
		%	83.7%	9.3%	0.0%	7.0%	0.0%	0.0%				33.45	
2	Колывань	n	9	8	6	2	0	0	25	3.78		df=5	
		%	36.0%	32.0%	24.0%	8.0%	0.0%	0.0%		df=5		p=0.000	
6	Черга	n	12	8	15	1	2	0	38	p=0.58	8.07	***	
		%	31.6%	21.1%	39.5%	2.6%	5.3%	0.0%		n.s.	df=5		
7	Топучая	n	12	4	3	1	2	1	23	14.72	p=0.15		
		%	52.2%	17.4%	13.1%	4.4%	8.7%	4.4%		df=5	n.s.		
9	Хабаровка	n	3	4	6	2	2	11	28	p=0.01	10.07		
		%	10.7%	14.3%	21.4%	7.1%	7.1%	39.3%		**	df=5		
10	Акташ+Чибит	n	0	2	2	5	0	12	21	12.93	p=0.07		
		%	0.0%	9.5%	9.5%	23.8%	0.0%	57.1%		df=5	+		
11	Улаган	n	0	0	0	1	3	24	28	p=0.02	1.60		
		%	0.0%	0.0%	0.0%	3.6%	10.7%	85.7%		*	df=5		
12	Талдуаир	n	0	0	0	0	0	10	10		p=0.90		
		%	0,0%	0,0%	0,0%	0,0%	0,0%	100%			n.s.		

[1)] номера популяций даны в соответствии с рис. 1

[2)] номера фенотипических классов даны в соответствии с таблицей 1.

[3)] n.s. – нет различий; + – различия на 10% уровне; *– различия на 5% уровне; ** – различия на 1% уровне; *** – различия на 0,1% уровне.

самцов (фенотипически чистая *E. leucocephalos*) занимал краевой участок смешанного леса с высокоствольными березами и подростом сосны, Другой самец держался в рощице молодого сосняка посреди обширного луго-степного участка, а третий пел в высокоствольном березовом лесу, служившим естественной границей этих открытых угодий, Наконец, четвертый самец (фенотипически чистая *E. leucocephalos*) пойман в том же районе на опушке островного березового леса.

В 2006 г. был обследован другой участок, находящийся в 20 км от предыдущего, где наблюдалась сходная картина. Из четырех зарегистрированных самцов белошапочной овсянки два занимали гнездовые территории в пределах взаимной слышимости на опушке березово-соснового леса, граничившего с обширной гарью. Участок третьего самца находился на опушке сосняка, расположенного по соседству с густой порослью молодых берез, примерно километре от двух предыдущих. Четвертый самец в начале сезона размножения регулярно держался на большой поляне среди заболоченного березняка на окраине поселка и реагировал на демонстрацию записи песни, но в середине июня встречен не был. Важно отметить, что участки всех четырех самцов граничили с участками самцов с фенотипом обыкновенной овсянки.

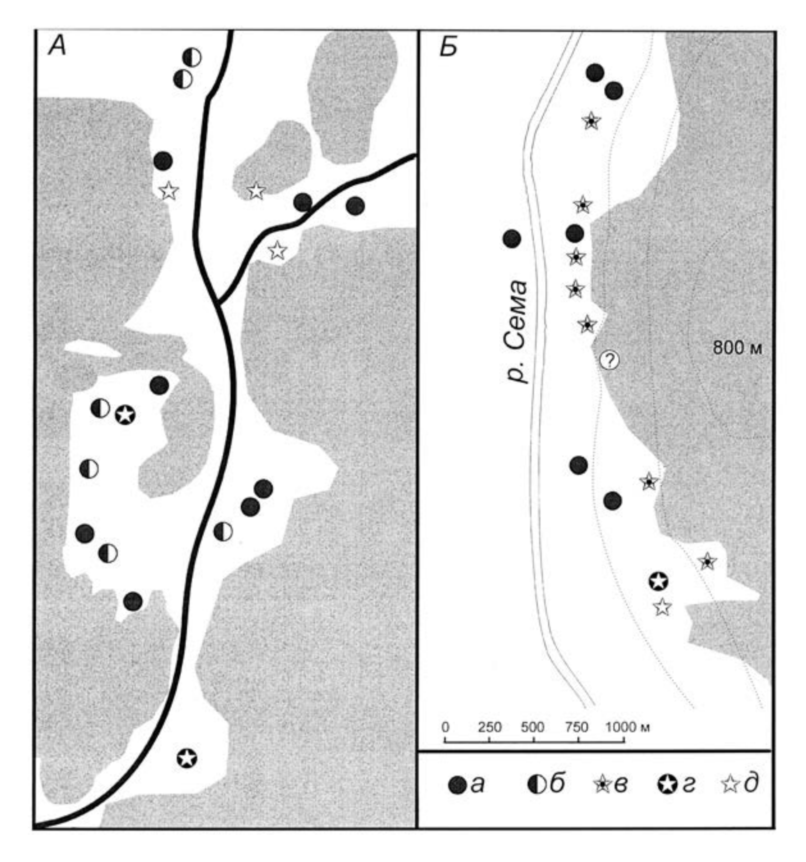


Рис. 3. Размещение территорий самцов разных фенотипов в окрестностях села Рассказиха (*А*) и Черга (*Б*): *а* – обыкновенная овсянка (фенотип 1); *б* – то же, с явными признаками гибридного происхождения (фенотип 2); *в* – желтый гибрид (фенотип 3); *г* – белый гибрид (фенотип 4); *д* – белошапочная овсянка (фенотип 6): *е* – поющий самец, которого не удалось рассмотреть. Темной заливкой показаны участки сомкнутого леса. В позиции *А* дана лишь часть территории, обследованной в данной местности.

Таким образом, какая либо биотопическая сегрегация этих видов, которая могла бы способствовать репродуктивной изоляции между ними, в этом регионе полностью отсутствует.

Участие особей разных фенотипов в размножении. Наблюдения, проведенные в 2005 г., позволяют заключить, что у успешных пар размножение протекает весьма синхронно. Выводки хорошо летающих молодых появились в этом районе в первой декаде июля. В период с 4 по 9 июля мы отметили 6 таких выводков, причем во всех случаях молодняк находился на попечении одних лишь самцов. В 5 случаях самцы имели желтое контурное оперение, то есть относились к фенотипическим классам 1, 2 или 3 (см. табл. 1).

Еще в одном случае удалось поймать не только самца, но и одного из слетков. Самец оказался фенотипически чистой белошапочной овсянкой, тогда как слеток имел желтоватое контурное оперение. Аналогичным образом выглядел по крайней мере еще один слеток, которого хорошо рассмотрели в бинокль. Самку увидеть не удалось, но окраска молодых заставляет предположить, что она могла быть либо обыкновенной овсянкой, либо гибридом той или иной генерации. По ориентировочным подсчетам, этот выводок состоял не менее чем из 4 молодых птиц.

Таким образом удалось установить, что самцы с фенотипом белошапочной овсянки могут успешно размножаться в смешанной популяции, состоящей в основном из особей с общим обликом обыкновенной овсянки. То же, по-видимому, можно сказать и о самках белошапочной овсянки. Так, в 2006 г. с момента начала наблюдений (28 апреля) на протяжении 2 недель наблюдали смешанную пару, которая стационарно держалась на занятой самцом территории. Птицы неизменно перемещались по своему участку вместе. Самец выглядел как чистокровная обыкновенная овсянка, а фенотип самки, которую удалось поймать, укладывался в спектр нормальной изменчивости белошапочной овсянки. В этот период проходил интенсивный пролет обыкновенных овсянок обоих полов, так что данный самец в принципе, не должен был испытывать дефицита конспецифических партнеров. Тем не менее, пара оставалась постоянной. К сожалению, ее дальнейшую судьбу проследить не удалось.

Имеющиеся данные позволяют предположить, что успех размножения самца определяется не только (а, возможно, и не столько) его принадлежностью к определенному фенотипическому классу. В 2005 г. в интересующей нас популяции в первой декаде июля по меньшей мере 3 самца с фенотипами 1–2, индивидуально помеченные 21 июня, не обнаружены на своих территориях несмотря на тщательные их поиски. Не найдены в эти даты на своих участках фенотипически чистый самец белошапочной овсянки и другой, с фенотипом белого гибрида (класс 4). Еще один самец белошапочной овсянки придерживался в это время своей территории, но, по общему впечатлению, оставался холостым. И, наконец, на территории самца с фенотипом белого гибрида (помечен 23 июня) 6 июля видели «желтую» самку, носившую материал для гнезда. Видимо, у этой пары первая попытка гнездования если и имела место, то закончилась неудачей.

Популяции овсянок на юге горного Алтая

Участок наших исследований на трансекте, следовавшим вдоль Чуйского тракта, мы ради удобства изложения ограничиваем на севере Семинским перевалом (см. рис. 1), а на юге – государственной границей между Россией и Монголией. Ситуация в этом регионе принципиальным образом отличается от описанной выше для окрестностей Барнаула.

Биотопические предпочтения изученных видов. Специфика взаимоотношений между двумя видами овсянок в этом регионе обусловлена особенностями размещения разных растительных сообществ по высотным поясам. В понижениях, идущих по долинам круп-

ных рек (Катунь, Чуя) и их притоков первого порядка, произрастают в преимущественно лиственные леса, чередующиеся с кустарниковыми зарослями. Эти сообщества служат, как мы полагаем, исходными местообитаниями популяций, некогда расселявшихся сюда с севера. По-видимому, первоначально в них численно преобладали фенотипические классы 1 и 2, условно обозначаемые нами как «желтые» овсянки типа *E. citrinella*.

В противоположность этому, опушки светлых лесов из лиственницы, произрастающих на горных склонах на высотах порядка 1000–1300 м над уровнем моря, служат, по всей видимости, исконными местообитаниями белошапочной овсянки. В пользу этого предположения говорит тот факт, что в одном из таких локалитетов, именно в изолированном массиве лиственничников Талдуоир (юго-западные предгорья хр. Чихачева) все 10 наблюдавшихся птиц выглядели как фенотипически чистые *E. leucocephalos*. У 4 пойманных здесь самцов мы не обнаружили каких-либо признаков гибридного происхождения. Данные, полученные в этом локалитете, а также результаты исследований в лиственничниках окрестностей пос. Усть Улаган (юго-западные предгорья Чулышманского хребта) неоспоримо свидетельствуют о том, что «желтые» овсянки типа *E. citronella* по тем или иным причинам не расселяются из речных долин в лиственничники горных склонов, если те удалены от пойменных сообществ на значительные расстояния.

Что касается белошапочной овсянки, то в выборе местообитаний она выглядит более пластичной. Занимая не только лиственничники горных склонов, но также прирусловые насаждения этой породы, эти овсянки проникают также в лиственные леса и кустарниковые заросли речных долин. Именно в таких местах наблюдается непосредственный широкий контакт «желтых» и белошапочных овсянок, ведущий к интенсивному интербридингу.

Локальные вариации в уровне интрогрессии. В пределах данного района исследований размах гибридизации (оцениваемый по доле промежуточных фенотипов) меняется в соответствии с градиентом смены одних растительных сообществ другими. Как уже было сказано, на крайнем юге (Талдуоир, Усть-Улаган) реальная почва для гибридизации отсутствует, поскольку популяции этих локалитетов представлены, по сути дела, только белошапочными овсянками. Помимо них, в окрестностях пос. Усть-Улаган присутствуют в небольшом числе также белые гибриды (класс 4–10.7%). Здесь же пойман один самец (3.6%) фенотипического класса 4 – белошапочная овсянка с признаками гибридного происхождения. Таким образом, фенотипически чистые белошапочные овсянки составляют 85.7% местной популяции (табл. 2, рис. 3).

Какие либо промежуточные фенотипы полностью отсутствуют в наиболее южной из изученных нами популяций, населяющей изолированный массив лиственничников в урочище Талдуоир. Мы полагаем, что эта популяция представляет собой один из северных форпостов ареала белошапочной популяции в Монголии, где ее гибридизация с обыкновенной овсянкой практически исключена из-за отсутствия здесь данного вида. Пихоцкий и Болод (Piechocki, Bolod, 1972) указывают на единственную находку гнездящейся самки *E. citrinella* в Монголии.

Таким образом, присутствие промежуточных фенотипов классов 4 и 5 в популяции Усть-Улагана можно объяснить только их дисперсией из смешанных/гибридных популяций, населяющих интересующие нас растительные сообщества речных долин и ограничивающих их горных склонов. Такая дисперсия исключена в случае урочища Талдуоир в силу его полной пространственной изоляции от каких-либо других типов лесных и кустарниковых сообществ.

Градиент размаха гибридизации на трансекте вдоль долины р. Чуя. Сопоставление фенотипического состава населения овсянок двух локалитетов, разделенных расстоянием 100 км, явным образом свидетельствует об углублении гибридизации на этом участке трансекта в направлении с юго-востока (Акташ – Чибит) на северо-запад (с.

Таблица 3. Размещение самцов разных фенотипов по биотопам поймы р. Урсул (окрестности с. Хабаровка) и склонов придолинных холмов (в скобках – теоретически ожидаемые величины)

Фенотипические классы	Склоны	Пойма	Всего
«Желтые» овсянки фенотипических классов 1(*E. citrinella*) и 2	1 (3)	6 (4)	7
Гибриды белые и желтые	2 (4)	8 (6)	10
Фенотипические классы 5 и 6 (*E. leucocephalos*)	8 (4)	3 (7)	11
Всего	11	17	28

Хабаровка). Как видно из табл. 2 и рис. 3, здесь, в противоположность популяциям Талдуоира и Усть-Улагана, помимо фенотипа белошапочной овсянки (классы 6 и 5) и белых гибридов (класс 4), в значительном числе представлены также «желтые» овсянки всех трех фенотипических классов (1, 2 и 3).

При этом соотношения в долях разных фенотипов соответствуют тому, что характерно для типичных «узких» гибридных зон. В южной части трансекта (Акташ –Чибит) в популяции преобладают особи, чье оперение лишено липохромов (признака обыкновенной овсянки). Фенотипические классы 6 (*E. leucocephalos*) и 4 (белые гибриды) составляют в сумме 80.9%. «Желтые» овсянки с признаками гибридного происхождения (классы 2 и 3) представлены единичными особями, а фенотипически чистые *E. citrinella* вообще не найдены. В целом картина выглядит как краевой участок гибридной зоны, примыкающей к северной границе ареала *E. leucocephalos*.

В северо-западной части трансекта (с. Хабаровка) ситуация иная. Здесь до 25% возрастает доля «желтых» овсянок, среди которых уже довольно обычны фенотипически чистые *E. citrinella.* Пропорция белых гибридов сокращается (7.1% против 23.8% в Акташе-Чибите), а доля желтых гибридов, напротив, возрастает (с 9.5 до 21.4%). Эти различия в фенотипическом составе сравниваемых популяций близки к статистически достоверным ($\chi^2 = 10.1$, df = 5, $p = 0.07$).

Размещение территорий самцов разных фенотипов в пространстве. Интересно отметить, что в окрестностях с. Хабаровка отчасти сохраняются предпочтения особей с фенотипом белошапочной овсянки селиться в лиственничниках склонов, а «желтых» овсянок типа обыкновенной – на опушках припойменных лиственных лесов и в кустарниковых зарослях речных долин (табл. 3).

Популяции овсянок среднегорий и низкогорий центрального и западного Алтая

В соответствии с полученными данными по соотношению численности обыкновенной и белошапочной овсянок, к этому выделу мы относим те местности, где второй из названных видов настолько редок, что представлен в наших учетах лишь единичными находками (1 самец с фенотипом класса 6 и 4 – класса 5 из 127 учтенных самцов, что составляет 3.9%).

В обследованном регионе овсянки всех фенотипов занимают опушки смешанных лесов с разным соотношением в древостое двух доминирующих пород – березы и сосны. Не избегают птицы и редин по окраинам сомкнутых лесов этого типа. Гнездятся они по окраинам березовых колков, но гораздо менее охотно селятся вдоль лесозащитных полос, несмотря на их физиономическое сходство с колками.

Учеты проводили в местности, лежащей вдоль Чуйского тракта на отрезке Бийск – Семинский перевал, а также в северо-западных предгорьях Алтая в окрестностях г. Зме-

иногорск (пос. Колывань). Различия в фенотипическом составе популяций на указанном отрезке Чуйского тракта и в Колывани статистически недостоверны (табл. 2), что позволяет считать их фрагментами некой единой метапопуляции.

Если северная граница данного выдела проводится произвольно (где-то между городами Барнаул и Бийск, разделенных дистанцией около 125 км), то южным его пределом на трансекте (Чуйский тракт) совершенно определенно служит Семинский хребет (рис. 1, 9). Перевал через него, проходящий на высоте менее 2000 м, имеет протяженность около 10 км. Здесь произрастают сильно разреженные кедровые леса, которые, согласно проведенному учету, оказались незаселенными овсянками.

Фенотипический состав популяции среднегорий и низкогорий. Фенотипический состав смешанной популяций, обитающей к северо-западу от перевала, оказывается принципиально отличным от того, что мы видели к юго-востоку от него (критерий $\chi^2 = 14.7$, df $= 5$, $p = 0.01$). Как было показано выше (табл. 2), южнее перевала, на расстоянии 60 км от него, в популяции окрестностей с. Хабаровка, обследованной 6–7.VI.2006 г., доля белошапочных овсянок составила 39.3%. В учете, проведенном в те же сроки (11.VI.2006 г.) к северу от перевала на отрезке трассы между пос. Топучая и Шебалино, среди 23 самцов присутствовал лишь один (4.3%) фенотипически чистый самец белошапочной овсянки.

Особенности фенотипического состава в низкогорьях данного выдела в его западной части (г. Змеиногорск) рассмотрены в более ранней публикации (Панов и др., 2003). Для юго-восточной части интересующего нас региона наиболее полные данные по составу смешанных популяций получены в окрестностях пос. Черга (55 км к северу от Семинского перевала (табл. 2). Сопоставление данных, полученных в этой популяции в 2005 и 2006 гг., показало недостоверность наблюдаемых различий $\chi^2 = 2.5$, df $= 4$, $p = 0.65$), что говорит о репрезентативности наших выборок. Как можно видеть из таблицы, в данном районе доля явно промежуточных фенотипов (преимущественно желтых гибридов класса 3) весьма значительна (немногим менее 50%). Это может быть связано как с экспансией гибридных особей из района интенсивного интербридинга, лежащего к югу от Семинского перевала (см. выше), так и возвратными скрещиваниями таких особей с местными «желтыми» овсянками фенотипических классов 1 и 2. Особо следует подчеркнуть, что из-за отсутствия (или крайней редкости) здесь белошапочных овсянок уровень начальной гибридизации *E. citrinella* ґ *E. leucocephalos* должен быть, как мы полагаем, сравнительно низким, чем данная популяция отличается, по-видимому, от популяции окрестностей Барнаула (см. выше).

В других участках среднегорий и низкогорий, расположенных далее к северу вдоль Чуйского тракта (табл. 2: Артыбаш, Соузга, Верхний Карагуж и Сростки) доля промежуточных фенотипов класса 3 существенно снижается, что можно объяснить значительной удаленностью названных точек от гибридной зоны к югу от Семинского перевала.

Размещение особей разных фенотипов в пространстве и участие их в размножении. В окрестностях Черги территории самцов всех фенотипов в 2005 г. располагались линейно в березовом лесу по правому высокому берегу р. Семы (рис. 25). Территория самца с фенотипом «*leucocephalos*» (класс 5) одним краем примыкала к участку белого гибрида, а другим граничила с территорией желтого гибрида. Никаких явных различий с обитавшими в этом же районе участками фенотипически чистых обыкновенных овсянок выявить не удалось. Тот же характер размещения территорий сохранялся в 2006 г., с той разницей, что многие прошлогодние территории в период с 13 по 15 мая оставались незанятыми. При этом два самца с характерными фенотипами желтых гибридов, судя по деталям их окраски, были особями, наблюдавшимися, но не пойманными в прошлом году. Если это так, то они занимали свои прошлогодние территории. Оба эти

самца, несмотря на резкие внешние отличия от самцов *E. citrinella,* были в парах с типичными самками данного вида. Еще один самец, успевший к этому времени приобрести самку, имел стандартный фенотип обыкновенной овсянки, тогда как самка, рассмотренная после ее поимки, оказалась гибридом, уклоняющимся в сторону *E. leucocephalos.*

Этологические аспекты взаимоотношений между обыкновенной и белошапочной овсянками

Размещение территорий самцов. При учетах бросается в глаза тот факт, что территории самцов обычно размещены кластерами. Поскольку характер обследованной местности в большинстве случаев остается однотипным на значительном протяжении, такое распределение территорий можно объяснить лишь явным социальным тяготением самцов друг к другу. В состав кластера входят, как правило, 2 или 3 территории, но в одном случае на отрезке маршрута длиной около 500 м размещались территории 6 самцов. Между самцами поддерживается акустический контакт. При отлове нередко можно наблюдать нарушения границ территории соседями, что свидетельствует, на наш взгляд, об отсутствии жестких территориальных запретов. Внутри таких кластеров территорий возможны все комбинации размещения участков самцов разных фенотипов. Единственное обстоятельство, заслуживающее в дальнейшем более пристального внимания, – это большая вероятность встречи белых гибридов неподалеку от территорий самцов с фенотипом белошапочной овсянки. В смешанной популяции близ Барнаула (с. Покровка и Рассказиха) из 7 наблюдавшихся белых гибридов 5 занимали территории, соседние с белошапочными овсянками. Коль скоро известно, что фенотип белого гибрида свойственен особям F_1 (Lohrl, 1967), можно допустить, что в этих демах гены белошапочной овсянки распространялись именно при посредстве самцов с фенотипом белого гибрида. В обследованном районе взаимоотношения между самцами разных фенотипов регулируются по принципу межвидовой территориальности. Об этом свидетельствуют не только данные картирования песенных постов, но и своего рода полевые эксперименты: ситуации, возникающие при отлове птиц. В частности, мы наблюдали устойчивую открытую агрессивность фенотипически чистого самца белошапочной овсянки на «желтую» птицу (фенотипический класс 3), выставленную в клетке на его территории, при этом хозяин участка был первоначально привлечен к месту этих событий проигрыванием песни обыкновенной овсянки. Аналогичным образом, при проигрывании песни, самец с фенотипом обыкновенной овсянки агрессивно реагировал на самца белошапочной овсянки, находившегося в садке.

Особенности песенного поведения. Вообще говоря, отсутствие в реакциях птиц четкой дискриминации между собственной видоспецифической песней и песней другого вида оказалось устойчивым правилом: значительная часть особей были привлечены к месту отлова проигрыванием песен, записанных в других регионах от неконспецифических самцов.

Этому не приходится удивляться, поскольку на Алтае, как и в других зонах вторичного контакта, песни обыкновенной и белошапочной овсянок весьма сходны по своей структуре (рис. 4). Песни «желтых» овсянок типа обыкновенной относятся здесь к сибирскому диалекту «зи – тиии» (Панов и др., 2003; Рубцов, 2007). Всюду в зоне совместного обитания этих двух видов для белошапочных овсянок характерно исполнение песни в несколько более медленном темпе.

Мы проанализировали записи песен по 9 количественным признакам. В анализе использовано 106 вариантов песен 63 самцов обыкновенной овсянки и гибридов, а так-

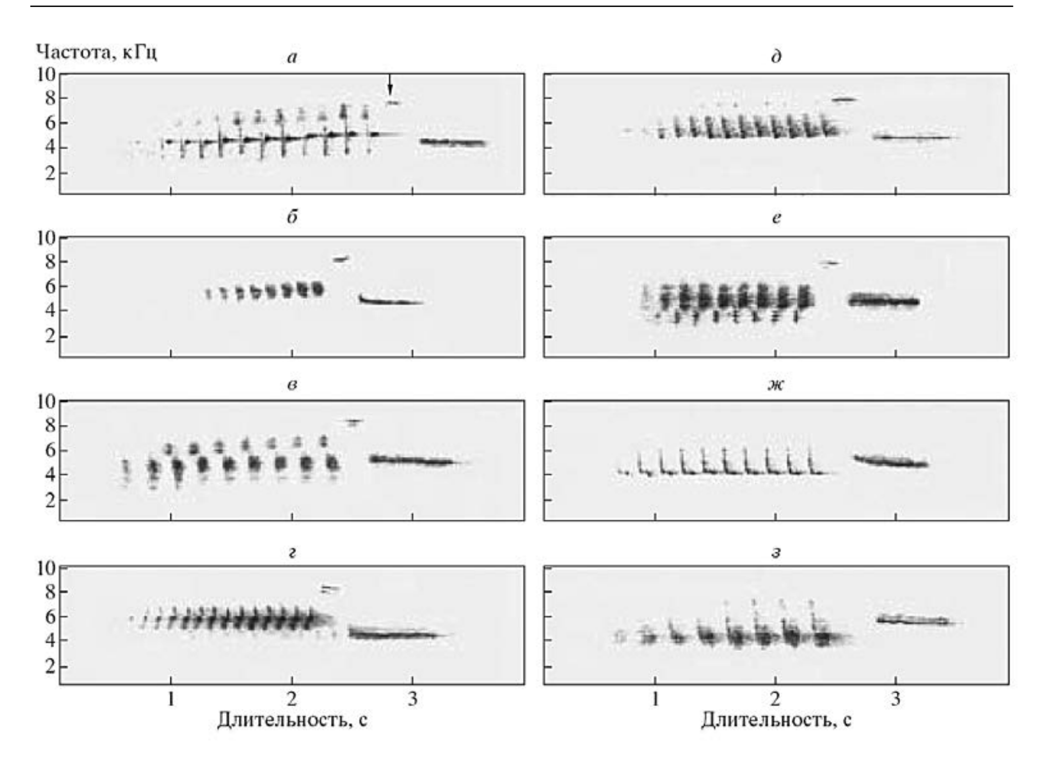


Рис. 4. Некоторые варианты песен овсянок из района исследований: *а, б* – самцов с фенотипом обыкновенной овсянки; *в, г* – с фенотипом желтого гибрида; *д, е* – с фенотипом белого гибрида; *ж, з* – с фенотипом белошапочной овсянки. Нота «зи» показана стрелкой в позиции *а.*

же 45 вариантов песен 24 самцов белошапочной овсянки из 9 точек. Все записи были разбиты на 10 групп в соответствии с местом записи и видовой принадлежностью особей. Фенотипические гибриды объединены с обыкновенными овсянками, поскольку предварительный анализ показал, что в смешанных популяциях песни самцов фенотипических классов 1–4 однотипны. С помощью факторного анализа из 9 исходных признаков выделяются 4 новых переменных (фактора), которые, по данным дисперсионного анализа, оказываются значимы для различения 10 выделенных групп. Как мы полагаем, различия в структуре песен между разными популяциями могут служить показателем ограничения обмена особями между ними.

Исходные 9 количественных признаков песни и структура 4 выделенных факторов показаны в табл. 4. Анализируя корреляции новых переменных с исходными признаками, можно их трактовать следующим образом: фактор 1 – скорость исполнения песни: птицы с высоким значением данного фактора поют «торопливее»; фактор 2 – частотная модуляция: некоторые птицы исполняют заключительные элементы серии гомотипических сигналов выше, чем начальные (такие песни характеризуются низким значением данного фактора); фактор 3 – общая тональность песни: чем выше его значение, тем выше частотные характеристики сигналов гомотипической серии и терминальной ноты «тиии»; фактор 4 – длительность паузы между последним сигналом гомотипической серией и терминальной нотой «тиии» (песни с большим значением фактора характеризуются короткой паузой).

Как видно из рис. 5, по фактору 1 (скорость пения) виды хорошо различаются во всех популяциях: белошапочные овсянки поют несколько медленнее. По фактору 2 (частотная

Таблица 4. Количественные признаки, используемые для анализа различий в структуре песен обыкновенной и белошапочной овсянок; результаты факторного анализа

	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Серия гомотипических сигналов				
1. Число сигналов в серии	0,884650	0,027879	0,144371	0,035411
2. Основная частота (кГц)	0,183817	0,217144	-0,020087	0,620106
3. Минимальная частота (кГц)	0,042103	0,734110	-0,117481	0,129524
4. Максимальная частота (кГц)	0,031733	-0,088734	0,834554	0,263712
5. Средняя продолжительность периода повторения сигналов (с)	-0,905340	-0,058697	0,086335	0,062446
6. Модуляция частоты звучания сигналов в серии	-0,057342	-0,726855	-0,110282	0,053367
Терминальная нота «тиии»				
7. Продолжительность паузы между серией гомотипических сигналов и нотой «тиии» (с)	0,236680	0,309184	0,041519	-0,674977
8. Продолжительность (с)	-0,059202	0,372130	0,087311	0,454217
9. Основная частота (кГц)	0,031272	0,145734	0,740343	-0,401081
Доля объясненной изменчивости	19%	15%	14,5%	14%

В ячейках таблицы – коэффициенты корреляции исходных признаков с новыми переменными (факторами). Жирным шрифтом выделены признаки, привносящие наибольший вклад в структуру факторов.

модуляция) популяции обыкновенной овсянки из Рассказихи и северных предгорий Алтая (Сростки, Карагуж, Соузга) сходны друг с другом и отличаются от песен обыкновенных овсянок из более южных горных районов. По другим трем факторам песни из этих популяций также не различаются, несмотря на то, что они удалены друг от друга на довольно значительное расстояние (между пос. Рассказиха и Сростки 160 км).

Это убедительно свидетельствует о том, что птицы из этих районов являются членами единой, «равнинной» популяции обыкновенной овсянки. В то же время, песни из соседней популяции в пос. Черга, расположенной всего в 40 км к югу от «равнинной» (пос. Соузга), хорошо отличаются не только по фактору 2, но и по фактору 3 (высота терминальной ноты). Это говорит об ограничении обмена особями между этими точками; в качестве преграды может выступать сосновый бор – местообитание, малопригодное для обыкновенной овсянки. По фактору 3 популяция Черги отличается также от популяций Хабаровки и Акташа. Здесь границей, препятствующей обмену особей, очевидным образом служит Семинский перевал. По высоте терминальной ноты (фактор 3) популяция белошапочной овсянки Барнаула сильно отличается от горноалтайских, что говорит в пользу изолированности первой от тех, что населяют крайний юг Алтая. Судя по значениям факторов 2, 3 и 4, эти три южные популяции могут быть связаны интенсивным обменом особей.

По совокупности всех четырех факторов песни белошапочных овсянок в целом надежно отличаются от песен обыкновенных в двух смешанных популяциях из трех – в окрестностях Барнаула и в Акташе. Напротив, в популяции Хабаровки (гибридная зона) различия в песнях этих двух видов не являются диагностическими (рис. 6). Это говорит

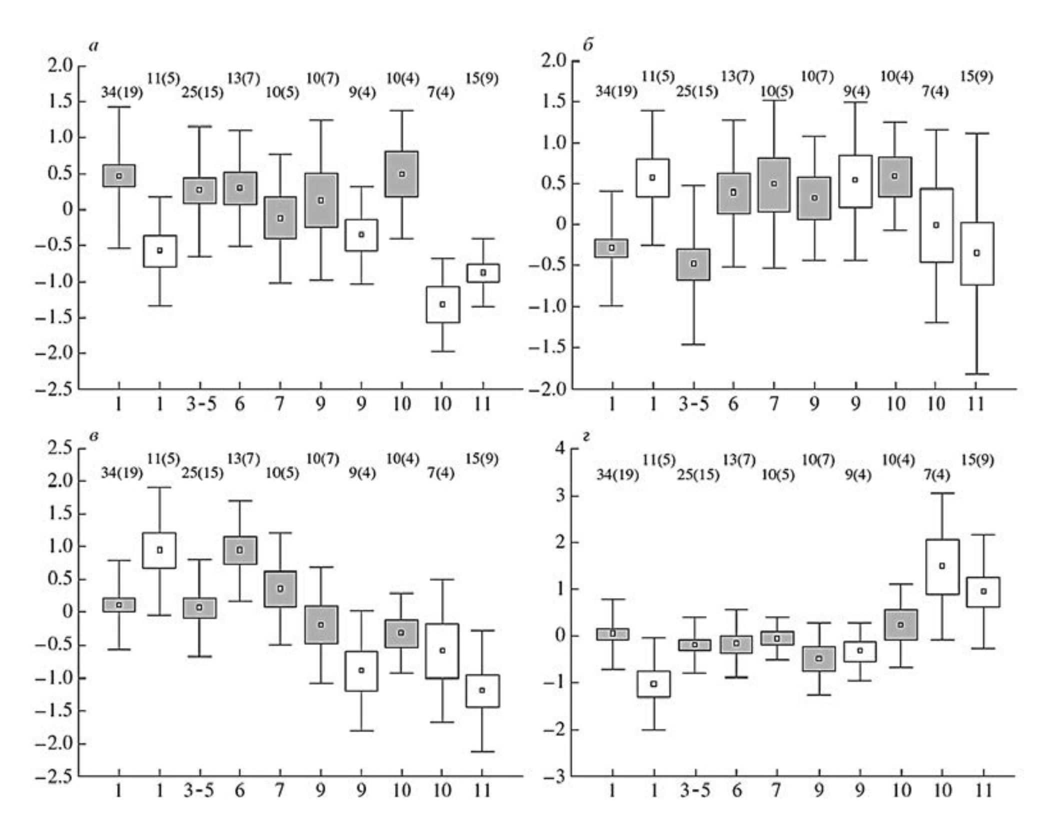


Рис. 5. Результаты факторного анализа песен обыкновенной и белошапочной овсянок на Алтае. Темным цветом показаны песни обыкновенной овсянки, белым – белошапочной. По горизонтальной оси – популяции (нумерация как на рис. 1 и в табл. 2), по вертикальной – значение фактора; на графиках – среднее, ошибка среднего и среднеквадратичное отклонение, числа над графиками обозначают количество проанализированных вариантов песен и число записанных самцов (в скобках). Графики *а* – *г* – факторы 1–4, соответственно. Интерпретацию факторов см. в тексте и табл. 4.

о том, что интеграционные процессы, сопутствующие гибридизации двух видов, здесь зашли дальше, чем в двух других смешанных популяциях.

К аналогичному выводу можно прийти из сопоставления частот сходных вариантов песни в смешанных популяциях между кон- и гетероспецифическими самцами. В репертуаре каждого самца обычно наблюдается 2–3 варианта песни, различающихся по конфигурации и взаимному расположению нот в серии гомотипических сигналов. Песни одного варианта исполняются данным самцом строго стереотипно, при этом у разных самцов нередко наблюдаются сходные, в некоторых случаях практически идентичные, варианты песни. Есть все основания полагать, что подобное сходство объясняется импринтингом – обучением стилю пения молодых самцов у более старых (Рубцов, 2007). В этом случае сравнение доли сходных вариантов песни у разных самцов внутри и между видами в смешанных популяциях можно рассматривать как косвенный показатель эффективности этологических барьеров репродуктивной изоляции: в той же степени, в какой молодые самцы могут заимствовать гетероспецифическую песню, молодые самки могут запечатлевать облик будущего полового партнера.

В смешанной популяции Барнаула (пос. Бобровка и Рассказиха) встречено 8 вариантов песни, повторяющихся у разных самцов одного вида, и только один вариант, общий

Основная частота терминальной ноты "тиии" (кГц)

Продолжительность паузы между серией гомотипических посылок и терминальной нотой "тиии" (с)

Ср. продолжительность периода повторения посылок в гомотипической серии (с)

Рис. 6. Дискриминация песен обыкновенной и белошапочных овсянок по количественным показателям в трех разных смешанных популяциях на Алтае. Темные точки – обыкновенная овсянка, светлые кружки – белошапочная овсянка; *а* – с. Рассказиха (рис. 1, *1*), *б* – с. Хабаровка (рис. 1, *10*), *в* – с. Акташ и Чибит (рис. 1, *11*).

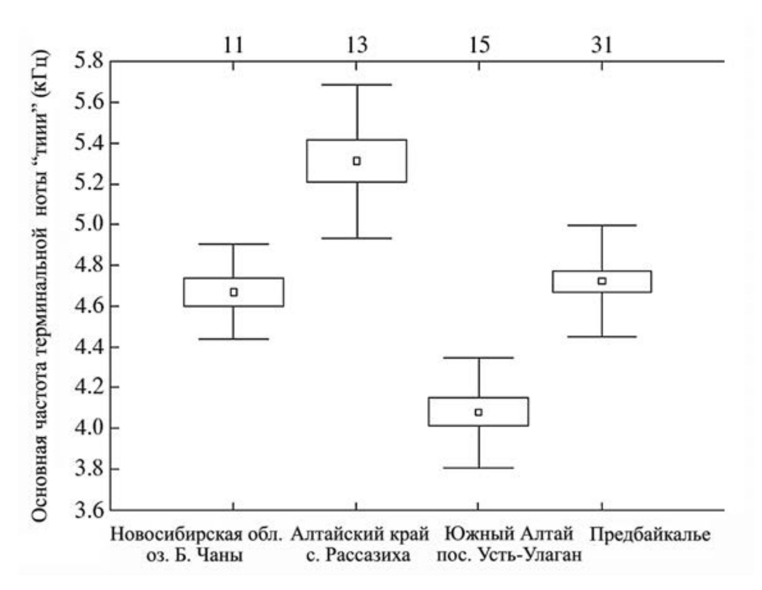


Рис. 7. Основная частота терминальной ноты «тиии» песен птиц из различных популяций белошапочной овсянки.

для самцов разных видов (всего проанализировано 45 вариантов песен от 24 самцов). Аналогично, в популяции Акташа из 17 вариантов песен, записанных от 8 самцов, 4 были повторяющимися, причем 3 встречались в пределах одного вида и один – у самцов, принадлежащих к разным видам. В популяции Хабаровки картина принципиально отличается от двух предыдущих. Здесь из 7 повторяющихся вариантов песен (всего проанализировано 19 вариантов от 11 самцов) 5 встречались у самцов разных видов и только 2 – у одного вида. Стоит отметить, что в окрестностях Барнаула манера пения белошапочных овсянок (высота исполнения терминальной ноты «тиии») отличается не только от популяций этого вида из горной части Алтая, но и от того, что мы видим в других районах Сибири (рис. 7). Сказанное наводит на мысль, что немногочисленные здесь белошапочные овсянки могут принадлежать к некогда процветавшей популяции, лишь ограниченно связанной с популяциями того же вида, распространенными в других регионах Западной и Восточной Сибири. В противоположность этому, общность характера пения у «желтых» овсянок на Алтае и в изученных ранее регионах Сибири может свидетельствовать о том, что все эти популяции являются фрагментами некой единой метапопуляции.

Несовершенство этологических барьеров изоляции. Сходство в песнях родительских видов, а также их вокализации с таковой у гибридов способствует формированию размножающихся пар из особей с разной генетической конституцией. Среди 15 пар, наблюдавшихся на протяжении 2 полевых сезонов, только 5 включали партнеров, которые, судя по их окраске, могли быть конспецифическими: 4 пары включали самцов и самок с обликом обыкновенной овсянки и в одной паре (в гибридной популяции окрестностей с. Хабаровка) оба партнера выглядели типичными белошапочными овсянками.

Среди прочих 10 пар 2 определенно были смешанными (самцы *E. citrinella,* самки *E. leucocephalos),* и в одной фенотипически чистый самец *E. leucocephalos* принес потомство в паре с самкой *E. citrinella* либо гибридной. Еще в 7 парах, по крайней мере один из партнеров определенно имел облик гибрида. Желтые самки типа *E. citrinella* находились в парах с 4 желтыми и 2 белыми гибридами, а гибридная самка, уклоняющаяся в сторону *E. leucocephalos,* сформировала пару с типичным самцом обыкновенной овсянки.

Аргументы в пользу плодовитости овсянок во всех вариантах прямых и возвратных скрещиваний приведены в другой работе (Панов и др., 2003). Но каков бы ни был успех размножения пар смешанных и с участием гибридов, совершенно очевидно, что различия в окраске партнеров не являются непреодолимым препятствием к формированию подобных пар.

Нивелирование видоспецифических различий в песнях. Как было показано ранее (Панов и др., 2003), песни обыкновенной и белошапочной овсянок из аллопатрических участков их ареалов в целом сходны по структуре. Основные структурные различия, выявляемые при сравнении песен изученных видов из районов их аллопатрии, отчасти сохраняются и в исследованных ранее участках зоны симпатрии. При этом, однако, наблюдается тенденция к уменьшению видоспецифических различий в песнях, в частности, за счет заимствования особями каждого вида манеры пения другого. Наиболее ярко такая картина наблюдается в популяции Хабаровки, где гибридизация выглядит наиболее интенсивной. В принципе, это явление может быть связано с процессами импринтинга молодыми самцами песен самцов-родителей в смешанных парах. Разумеется, это лишь гипотеза, требующая экспериментальной проверки. Конкретные механизмы такого заимствования остаются неясными.

Обсуждение

Изложенные материалы свидетельствуют о крайней неравномерности распределения белошапочной овсянки в исследованном регионе. Вид крайне немногочислен в северной его части (на юге Западной Сибири), практически отсутствует далее к югу – в низкогорьях и среднегорьях западного Алтая и становится фоновым на крайнем юге этой горной страны. Показательно, что песни белошапочной овсянки юга Западной Сибири заметно отличаются от записанных от самцов этого вида в южных районах горного Алтая. Это заставляет предположить отсутствие обмена особями между этими двумя популяциями.

Понятно, что и модусы взаимоотношений белошапочной овсянки с обыкновенной должны быть принципиально различны в трех названных участках ее ареала.

1. Юг западной Сибири и северо-западные предгорья Алтая. Анализ фенотипического состава смешанной популяции этих видов в окрестностях Барнаула говорит об ограниченной межвидовой гибридизации, в ней участвуют численно доминирующая популяция здесь обыкновенной овсянки и крайне разреженная – белошапочной. Последняя находится, как мы полагаем, в состоянии неустойчивого равновесия, подпитываясь притоком особей не с юга (из автохтонного ареала вида в Монголии), а из более восточных регионов Средней Сибири, где численность данного вида неуклонно сокращалась на протяжении XX века (описание хода этого процесса на юге Красноярского края см. в работе: Панов и др., 2003).

Хотя белошапочную овсянку до сих пор считают «обычным» видом северо-западного Алтая (Цыбулин, 1999: 245), приведенные здесь материалы заставляют усомниться в справедливости такой точки зрения. Согласно подсчетам Цыбулина по данным на 1979–1982 гг., численность этого вида в данном регионе примерно в 10 раз меньше численности «желтых» овсянок типа обыкновенной. Более того, указывается, что за три года наблюдений гнездование белошапочной овсянки было зарегистрировано в северо-западном Алтае только в 1981 г., а в 1982 г. она не встречена летом ни разу.

Мы полагаем, что в северо-западных предгорьях Алтая белошапочную овсянку ожидает та же судьба, что и в более северном участке Западной Сибири, именно в Новосибирской области. Здесь вид был вполне обычным в первой половине 1960-х гг., но полностью исчез из региона как гнездящийся к началу 1970-х гг. Существенно, что в отличие от обыкновенных овсянок, белошапочные не образуют в этом регионе сколько-нибудь компактных одновидовых поселений, которые могли бы возобновляться из года в год за счет собственных ресурсов репродукции. В самом деле, в окрестностях Барнаула в 2006 г. белошапочные овсянки не были найдены в тех же 4 участках местности, которые служили территориями самцов данного вида в 2005 г.

Лишь благодаря возможности тщательно обследовать значительные территории с использованием ежедневных автомобильных маршрутов нам удалось обнаружить в каждый полевой сезон по одному разреженному поселению, объединявшему участки 3 (рис. 2А) и 4 самцов, соответственно. Судя по нашим тщательным наблюдениям, в 2005 г. по крайней мере 2 самца из этих трех не имели успеха в репродукции.

В окрестностях Барнаула самцы белошапочной овсянки занимают индивидуальные участки на значительном удалении друг от друга. Эти территории как бы вкраплены в мозаику участков «желтых» самцов. Иными словами, местная популяция белошапочных овсянок в высшей степени фрагментирована, что вообще является признаком редких видов, популяции которых устойчиво сокращаются (см., например, Reed, 1990).

В целом создается впечатление, что на крайнем юге Западной Сибири в прилежащих предгорьях Алтая белошапочная овсянка стоит на пороге популяционного краха.

Какие бы глубинные процессы мы ни рассматривали в качестве главной причины катастрофического сокращения численности данного вида (например, пульсация его ареала), несомненно, что гибридизация с обыкновенной овсянкой всемерно способствует углублению этого процесса.

2. Низкогорья и среднегорья северо-западного Алтая. Можно думать, что именно такой ход событий привел к полному исчезновению белошапочной овсянки в обширном регионе, который обозначен нами как район низкогорий и среднегорий северо-западного Алтая (локалитеты: Сростки, Верхний Карагуж, Соузга, Артыбаш и Рубцовск, Черга в табл. 2). О том, что вид присутствовал здесь в первую половину XX в., говорят данные, приведенные в другой работе (Панов и др.. 2003). В настоящее время доля особей фенотипических классов 1 и 2 («желтые» овсянки типа обыкновенной) варьирует в разных участках этого выдела от 68 до 100%, а доля определенно промежуточных фенотипов классов 3 и 4 (желтые и белые гибриды) – от 6.3 до 32%. Эти особи с сочетанием признаков обоих родительских видов являются, по всей видимости, дериватом происходившей здесь ранее начальной гибридизации *E. citrinella* × *E. leucocephalos*, укладываясь, таким образом, в явление гибридогенного полиморфизма (Панов, 1989). Иными словами, здесь происходит скрещивание «в себе» местного пула особей со смешанной наследственностью. Это приводит к закономерному выщеплению в череде поколений признаков белошапочной овсянки. Этот вывод соответствует первой из двух гипотез, предложенных в преамбуле.

Резкое увеличение доли таких промежуточных фенотипов на крайнем юге выдела – в Черге (44,7%) обязано, как мы полагаем, наложению их дисперсии из гибридной зоны (Хабаровка – Чибит) на местные процессы реализации гибридогенного полиморфизма.

3. Южные высокогорья Алтая. Ситуацию, изученную в этом районе, мы рассматриваем в качестве примера молодой гибридной зоны, сформировавшейся, как мы полагаем, в результате экспансии обыкновенной овсянки в автохтонный ареал белошапочной.

Существование этого современного очага гибридизации предполагает реальную возможность поддержания гибридогенного полиморфизма за счет дисперсии особей белошапочной овсянки и гибридов разных поколений в более северные популяции среднегорий и низкогорий Алтая – явление, хорошо согласующееся со второй гипотезой, высказанной в преамбуле.

В принципе, можно было бы ожидать, наряду с экспансией обыкновенной овсянки к югу, также встречного потока расселения белошапочной овсянки из лиственничников южных хребтов на север, в ареал обыкновенной овсянки. Однако данные, полученные в данном исследовании, показывают, что такая экспансия в настоящее время практически отсутствует.

Благодарности

Мы пользуемся случаем принести свою признательность старшему научному сотруднику ИБВВ РАН В.А. Непомнящих за помощь в статистической обработке данных. Мы признательны также профессору Ю.С. Равкину (Институт биологии и систематики Сибирского отделения РАН) и Н.Н. Березовикову (Институт зоологии республики Казахстан) за консультации при выборе маршрута экспедиции на Алтай.

Исследование финансировалось Американским фондом в поддержку гражданских исследований (CRDF), грант RUB1-2630-MO-04.

Литература

Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Гос. изд-во иностранной литературы. 504 с.

Панов Е.Н. 1973. Взаимоотношения двух близких видов овсянок (*Emberiza citrinella* L. и *E. leucocephalos* Gm.) в области их совместного обитания. Проблемы эволюции 3: 262-294. Новосибирск: Наука.

Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.

Панов Е.Н., Рубцов А.С., Монзиков Д.Г. 2003. Взаимоотношения двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucocephalos*)**,** гибридизирующих в зонах перекрывания их ареалов. Зоол. журн. 82(4): 470-484.

Рубцов А.С. 2007. Изменчивость песни обыкновенной и белошапочной овсянок (*Emberiza citrinella, E. leucocephalos*) как показатель структуры популяций и эволюционной истории видов. Зоол. журн. 86(7): 863-876.

Стахеев В.А. 2000. Птицы Алтайского заповедника. Итоги инвентаризации орнитофауны в 1970–1979 годы. Шушенское. 189 с.

Сушкин П.П. 1938. Птицы Советского Алтая и прилегающих частей северо-западной Монголии. М.: Изд-во АН СССР. Т. 2. 436 с.

Цыбулин С.М. 1999.Птицы Северного Алтая. Новосибирск: Наука. 516 с.

Haffer J. 1977. Secondary contact zones of birds in Northern Iran. Bonn. zool. Monogr.. 10: 1-64.

Löhrl H. 1967. Zur Verwandtschaft von Fichtenammer (*Emberiza leucocephalos*) und Goldammer (*Emberiza citrinella*). Vogelwelt 88: 148-152.

Panov E.N, Rubtsov A.S., Monzikov D.G. 2003. Hybridization between yellowhamer and pine bunting in Russia. Dutch Birding 25(1): 17-31.

Piechocki R., Bolod A. 1972. Beiträge zur Avifauna der Mongolei. Teil 2. Passeriformes. Mitt. Zool. Mus. Berlin. 48: 41-175.

Reed J.M. 1990. The dynamics of red-cockated woodpecker rarity and conservation. P. 37-50 in: Conservation and management of woodpecker populations (eds A. Carlson, G. Aulén). Swedish Univ. Agricult. Sci. Dept wildlife Ecol. Rep. 17, Uppsala.

16. Дивергенция и гибридогенный полиморфизм в комплексе «черные каменки» *Oenanthe picata*[1]

Одновременное присутствие в популяции двух или более дискретных фенотипов («морф», «фаз», «вариететов»), принадлежащих одной и той же возрастной группе (например, половозрелым самцам), принято рассматривать как проявление генетического полиморфизма. Хотя полиморфизм такого рода не представляет редкости у птиц, многие вопросы, связанные с причинами и биологическим значением этого явления, остаются открытыми. Один из таких вопросов касается механизмов возникновения внутрипопуляционного полиморфизма.

Наряду с преобладающими воззрениями, согласно которым причиной полиморфизма является мутационный процесс (т.е. спонтанные события сугубо внутрипопуляционной природы), высказывалась мысль о возможности возникновения полиморфизма вследствие обмена генами между первоначально самостоятельными популяциями (см., например, Haffer, 1977: 40). Панов (1989) свел воедино литературные и собственные свидетельства в пользу гипотезы возможности становления полиморфизма через гибридизацию у птиц. Он ввел понятия «ложного полиморфизма» и «гибридогенного полиморфизма». К случаям ложного полиморфизма относятся ситуации сосуществования в одной местности двух (или более) близкородственных видов, которые ошибочно считают конспецифичными на том основании, что они эпизодически дают гибридов (пример – американские поганки *Aechmorphus clarkii* и *A. occidentalis*; см. Ratti, 1979). С углублением гибридизации (когда она из случайной становится регулярной) открывается возможность для объединения первоначально автономных генофондов. В результате может сформироваться популяция с новым фенотипическим составом, объединяющим фенотипы обеих родительских форм, либо родительские и «гибридные» фенотипы. В подобных случаях мы вправе говорить о гибридогенном полиморфизме (см., например, Панов, 1989).

Ниже мы попытаемся реконструировать исторический процесс формирования гибридогенного полиморфизма и других форм изменчивости, порождаемой гибридизацией, у палеарктических каменок комплекса *Oenanthe picata.* До недавнего времени их географическую изменчивость было принято характеризовать изменениями количественного соотношения трех окрасочных «вариаций», или «морф» (*picata, capistrata* и *opistholeuca*). Происхождение этой дискретной изменчивости и ее динамика в пространстве и во времени рассматривают в терминах изменений аллельных частот немногих генов, ответственных за окраску оперения. В таксономическом плане черную каменку *Oenanthe picata* признают, соответственно, изначально полиморфным видом, внутри которого можно выделить три подвида, различающихся по соотношению частот разных морф и именуемых по названию морфы, количественно преобладающей в ареале данного подвида (Mayr, Stresemann, 1950; Paludan, 1959; Лоскот, 1972; Степанян, 1978; и др.). Таким образом, самим носителям разных вариантов окраски (коль скоро они не мыслятся как некие популяционные общности ни в их нынешнем состоянии, ни в исторической перспективе) не придают собственного таксономического статуса.

Наша гипотеза (Panow, 1980, 1974; Панов, 1989) основывается на совершенно иных предпосылках. Мы исходим из того, что три типа окраски черных каменок характеризуют три первоначально самостоятельные таксономические формы, сформировавшиеся в своих автохтонных ареалах в соответствии с принципами географического видообразования. Современная картина распределения в пространстве особей с тремя разными типами окраски (плюс разнообразных «промежуточных» фенотипов) объясняется

[1] Е.Н. Панов, В.И. Грабовский, С.В. Любущенко. Зол. ж. 1993 72(8): 80-96.

процессами перемешивания генофондов трех исходных форм в зонах их вторичного контакта.

На примере черных каменок удобно показать разнообразие механизмов, способствующих увеличению изменчивости при интеграции нескольких популяционных систем. Можно выделить по крайней мере три варианта интегративных процессов, соответствующих разному характеру и разной интенсивности потока генов между первоначально независимыми популяционными системами:

1. Ограниченная гибридизация в местах соприкосновения или незначительного перекрывания ареалов. Результатом может явиться формирование узкой гибридной зоны.

2. В случае длительного существования такой гибридной зоны устанавливается поток генов из этой гибридной зоны в ареалы родительских форм. Миграция генов происходит в череде поколений, а также в результате случайных залетов особей одной формы в ареал другой.

3. В случае интенсификации гибридизации возможны расширение гибридной зоны и формирование панмиктической гибридогенной популяции полиморфного облика, завоевывающей свой собственный ареал.

Анализу этих процессов и их последствий мы посвятим основную часть данной статьи.

Материал и методы

Статья основана на материалах полевых исследований, проведенных в ареале формы *picata* (окрестности г. Красноводска, хребты Кюрендаг и Копетдаг, Бадхыз) в 1966–1968, 1972, 1976–1977 и 1985–1990 гг., в ареале формы *opistholeuca* (Бадахшан) в 1972 г. и в ареале гибридогенной популяции «*opistholeuca* x *capistrata*» (долина р. Ширабад в южном Узбекистане, хребет Бабатаг в юго-западном Таджикистане, хребет Нуратау в северо-восточном Узбекистане, низкогорья Чимкентской обл. в южном Казахстане у станции Дарбаза) в 1971, 1973 и 1985–1990 гг. Кроме того, в 1988–1990 гг. обследован район стыка ареалов формы *opistholeuca* и гибридогенной популяции «*capistrata* x *opistholeuca*» в южном Таджикистане (междуречье Пянджа и Кызылсу).

Во время полевых исследований, помимо абсолютных учетов, проводили отлов каменок лучками и ловушками типа западни (на манную птицу), а также на гнездах. Птиц измеряли, взвешивали, фотографировали и метили стандартными алюминиевыми и цветными кольцами. Измерения по общепринятым методикам осуществляли с помощью штангенциркуля. При измерении длины крыла его не уплощали и не вытягивали. Всего поймано 279 самцов и 168 самок. Индивидуально помечены 347 птенцов, из которых для 34 имеются последующие возвраты. Всего в годы, следующие за годом мечения, получено свыше 200 возвратов меченых птиц. Эти данные легли в основу суждений о характере наследования окраски самцами из полиморфной гибридогенной популяции «*capistrata* x *opistholeuca*». Для выяснения этого вопроса проведено выращивание в неволе 28 птенцов, взятых из гнезд в полиморфной популяции.

В ходе полевых исследований собирали данные по биотопическим предпочтениям, территориальному и брачному поведению, а также гнездовой биологии «черных каменок».

Были просмотрены коллекционные сборы в хранилищах ЗИН РАН, С.-Петербург, Зоологического музея МГУ, Зоологического института АН Украины (Киев), Ташкентского университета. Проанализировано в общей сложности 296 экз. (217 самцов, 79 самок).

Пользуемся случаем выразить признательность сотрудникам названных учреждений, а также А.В. Матюхину за помощь в сборе полевых данных и О.В. Митропольскому, Э.Р. Фоттелеру и Л.С. Степаняну за предоставленные нам неопубликованные сведения.

Результаты

Дивергенция внутри комплекса «черные каменки».

Окраска и половой диморфизм. Три формы, входящие в комплекс (рис. 1), первоначально были описаны как самостоятельные виды под названиями *Saxicola picata* Blyth, 1847, *S. opistholeuca* Strickland, 1849 и *S. capistrata* Gould, 1865. Они хорошо дифференцированы не только по окраске самцов (различия в которой послужили основой для гипотезы внутривидового полиморфизма), но также по окраске самок и, возможно, молодых птиц в гнездовом наряде (Зарудный, 1923).

Для формы *capistrata,* в отличие от двух других форм, характерен ярко выраженный половой диморфизм: все без исключения самки имеют светлую песочно-серую окраску, резко отличаясь от контрастно окрашенных самцов полным отсутствием меланинов. У самок форм *picata* и *opistholeuca* окраска изменчива. У обеих этих форм имеет место континуальный переход от тускло окрашенных самок, сходных с самками *capistrata*, к контрастно окрашенным самкам, почти не отличимым от самцов.

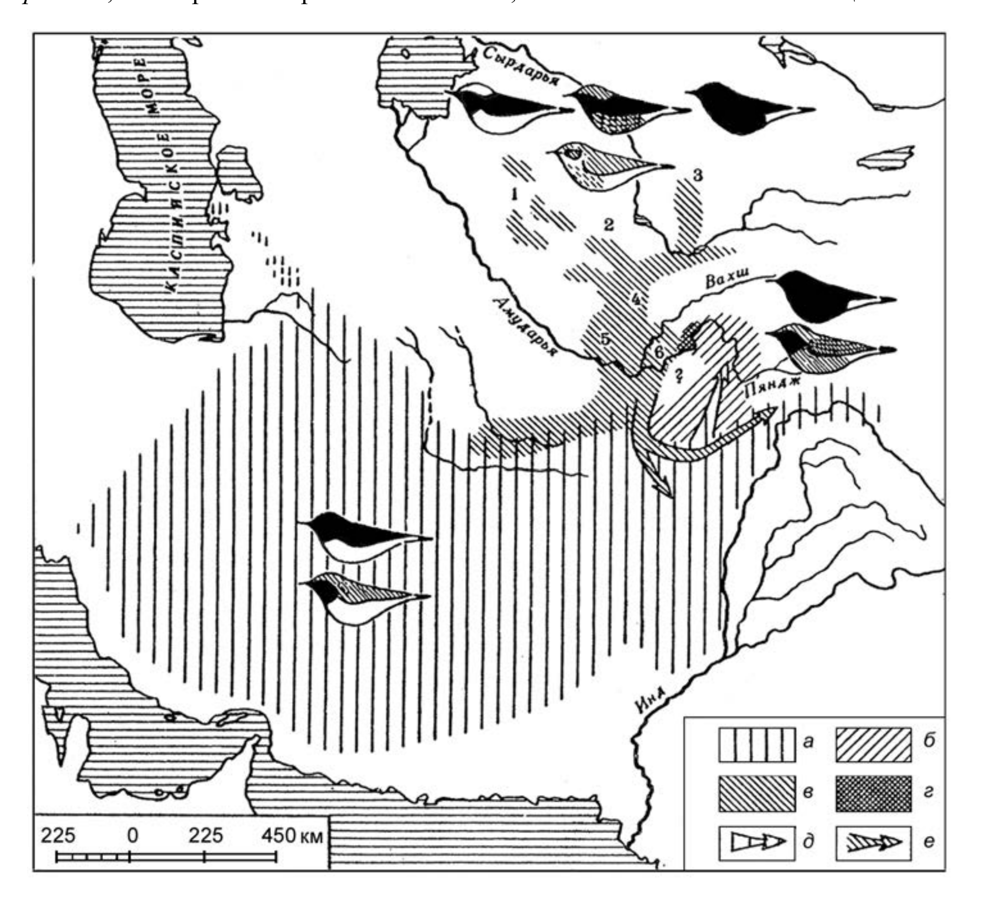


Рис. 1. Автохтонные реалы форм *picata* (*а*), *opistholeuca* (*б*), полиморфной гибридогенной популяции «*capistrata* х *opistholeuca*» (*в*) и гибридной популяции «*capistrata* х *opistholeuca*» × *opistholeuca* (*г*). Стрелками показаны основные направления расселения формы *picata* в ареал *opistholeuca* (*д*) и особей с фенотипом *capistrata* в ареал *picata* (*е*). На верхнем рисунке слева направо: фенотипы *capistrata, evreinowi* и *opistholeuca.* 1–6 – номера регионов в табл. 2.

Мы предполагаем, что эти вариации в окраске самок *picata* и *opistholeuca* есть проявление возрастной изменчивости. Из 41 самки формы *picata,* отловленных в окрестностях г. Красноводска (юго-западная Туркмения) в гнездовые сезоны 1988 и 1989 гг., 14 (34,1%) имели тусклую окраску, напоминая в этом отношении самок формы *capistrata.* Эти самки были достоверно мельче «типичных» (черногорлых) самок из той же популяции (средние по длине крыла, соответственно, 83.36 и 85.57 мм, t=2.22, p<0.05) и имели более длинное первое маховое перо (6.09 мм против 4.46 мм у контрастно окрашенных самок; t = 3.26, p<0.01). По этим двум признакам тускло окрашенные самки *picata* подобны самцам-первогодкам, более короткокрылым, по сравнению со старшими самцами, и имеющим более длинное первое маховое (для популяции Красноводска 5.35 ± 0.23 мм для 34 самцов-первогодков против 3.56±0.32 мм для 20 самцов старше года; t=2.27, p<0.05).

В исследованной нами популяции формы *opistholeuca* в Бадахшане (юго-восточный Таджикистан) тусклые самки составляли 39.2%, что близко к соответствующей цифре для красноводской популяции формы *picata* (см. выше и Панов, 1989).

Размерные признаки. Дифференцированный анализ изменчивости длины крыла в разных частях ареала «черных каменок» не подтверждает вывода Лоскота (1972) о том, что «…размеры каменок трех морф практически идентичны».

Наши данные бесспорно свидетельствуют о том, что форма *picata,* в тех частях своего ареала, где она не гибридизирует с двумя другими формами, достоверно отличается от них меньшей длиной крыла у особей всех половозрастных групп (табл. 1) и, вероятно, меньшими общими размерами. Средние показатели массы тела в той части ареала формы *picata,* которая достаточно удалена от зон вторичного контакта и гибридизации этой формы с двумя другими, варьируют в пределах от 19.21 г до 20.74 г. Так, средние по массе тела в гнездовой сезон составляют для самцов старше года 20.4±0.2 г в окрестностях Красноводска (n=18), 20.1±0.2 г в западном Копетдаге (n=10) и 20.7±0.7 в центральном Копетдаге (n = 10). В тех же регионах соответствующие цифры для самцов-первогодков равны 20.4±0.3 г (n=39), 19.21±0.4 г (n=9) и 20.0±0.4 г (n=9). Средняя по массе 34 самок из окрестностей Красноводска составляет 20.7±0.3 г.

В Бадхызе, где генотип фирмы *picata* может испытывать влияние находящихся далее к востоку зон ее контакта и гибридизации с двумя другими формами (см. ниже), наблюдается увеличение средней массы до 21.5±0.4 г (n=11) для самцов всех возрастных групп. Но даже это максимальное значение массы достоверно отличается от средней по шести самцам (23.3±0.6 г, n=6) из расположенной восточнее габридогенной популяции «*capistrata* × *opistholeuca*» (t=2.23, p<0.05).

Последняя оценка согласуется с данными Палюдана (Paludan, 1959) по массе 10 самцов *capistrata* (23.0±0.5 г) из северного Афганистана. Согласно этому автору, средняя масса восьми самцов *picata* из западного Афганистана составляет 21.7±0.4 г, а 10 самцов *opistholeuca* из автохтонного ареала этой формы 22,1±0,3 г (различия между *capistrata* и *picata* достоверны при t=3.1, p<0.01; между *capistrata* и *opistholeuca* – при t =2.4, p<0.05; между *picata* и *opistholeuca* различия недостоверны (t=0.77, p>0.05).

Соответственно, яйца из кладок формы *picata* достоверно меньше по ширине яиц из кладок пар с самцами фенотипа *capistrata.* Яйца из автохтонного ареала формы *opistholeuca* занимают по ширине промежуточное положение и по этому признаку не отличаются статистически от яиц из кладок двух других форм (см. Панов, 1989: 80).

Местообитания и сроки размножения. Форма *capistrata* изначально была приурочена к пустынным низкогорьям при явном избегании ею расположенных рядом высокогорных массивов. Верхние пределы ее гнездования ограничиваются высотами около

Таблица 1. Изменчивость длины крыла «черных каменок» в разных частях их ареала (среднее, стандартное отклонение и размах вариаций)

Наименование популяций, населяющих данные ареал	Регион	Самцы старше года	Самцы годовалые	Самки
	Уфра (Красноводск)	90.3±0.4 (23) 85.2–93.6	87.8±0.3 (40) 84.6–92.0	85.0±0.4 (43) 79.5–89.3
picata	Западный Копетдаг	90.3±0.5 (19) 86.2–94.5	87.2±0.5 (14) 85.0–91.0	85.9±0.6 (9) 82.7–88.4
	Центральный Копетдаг	90.5±0.3 (34) 86.9–95.3	88.2±0.3 (17) 85.6–90.5	86.6±0.5 (12) 83.1–89.7
	Бадхыз	90.5±0.4 (10) 87.8–91.7	89.2±0.8 (3) 88.0–91.1	87.1±0.6 (8) 83.5–89.9
	Иран	89.9±0.7 (14) 87.0–94.0	87.4±1.0 (2) 86.0; 88.8	86.5±0.6 (7) 84.5–88.7
	Индия, Пакистан	90.7±1.4 (4) 87.9–94.5	90.1±1.1 (2) 88.5; 91.6	– (1) 87.4
	Бадахшан*	92.2±0.2 (6) 91.7–92.9	90.7±1.0 (3) 88.4–92.3	87.8±0.1 (2) 87.7; 87.9
	Объединенная выборка по всем регионам	90.4±0.2 (110) 84.0–95.3	88.0±0.2 (81) 84.6–92.3	85.7±0.2 (81) 79.5–89.9
opistholeuca	Бадахшан	92.3±0.5 (12) 88.2–95.3	90.5±0.7 (7) 87.0–92.8	86.9±0.3 (18) 85.1–89.9
	Дарваз	92.3±0.4 (12) 90.0–94.2	90.0±0.4 (3) 89.0–90.2	88.3±0.4 (2) 87.8; 88.8
	Объединенная выборка	92.3±0.3 (24) 88.2–95.3	90.3±0.5 (10) 87.0–92.8	87.1±0.3 (20) 85.1–89.9
Зона гибридизации *opistholeuca* x x *capistrata* x x *opistholeuca*	Междуречье Пянджа и Кызылсу	92.2±0.5 (13) 90.6–95.6	90.3±0.2 (14) 88.3–91.0	87.4±0.9 (7) 83.0–90.2
capistrata x x *opistholeuca***	Юго-восточная Туркмения, юг Узбекистана и Таджикистана	92.9±0.3 (50) 88.0–97.0	90.3±0.3 (37) 86.3–95.2	86.2±0.3 (24) 83.0–88.6
	Северо-восточный Узбекистан, крайний юг Казахстана	93.1±0.7 (11) 89.8–97.7	91.6±0.6 (8) 90.0–94.4	88.6±0.5 (14) 84.4–92.6
	Объединенная выборка	92.9±0.3 (61) 88.0–97.7	90.5±0.3 (45) 86.3–94.4	87.1±0.3 (38) 83.0–92.6

Приложение к таблице 1.

* Немногочисленные *picata* в ареале *opistholeuca*. Вероятно, беспрепятственная гибридизация между ними. ** Для каждой половозрелой группы приведены объединенные выборки по всем фенотипам (выборки за каждого данного региона по самцам *capistrata*, *opistholeuca* и *evreinowi* различаются статистически недостоверно). В скобках – число экземпляров.

Различия между объединенными выборками: По самцам старше года: *picata* и *opistholeuca* – t=5.28, p<0.0001; *picata* и «*capistrata* × *opistholeuca*» – t=8.10, p<0.0001; *opistoleuca* и «*capistrata* ×

1500 м. Форма *opistholeuca* в Бадахшане и Гиндукуше осваивает высоты до 2000–2500 м, куда с юга проникает также форма *picata* (рис. 1). Последняя гнездится в горах южного Ирана до высот 2.1–2.4 тыс. м, изредка поднимаясь до 2.7 тыс. м (Desfayes, Prac, 1978). Будучи характерными обитателями каменистых горных ландшафтов, *picata* и *opistholeuca* вторично расселяются в полупустынные пересеченные местности, занятые формой *capistrata,* и здесь гибридизируя с ней. Что касается формы *capistrata*, то ее проникновение в ареалы двух других форм идет только по речным долинам, так что она до сих пор отсутствует, например, в высокогорных участках ареала формы *opistholeuca* в Бадахшане (рис. 1). Следует, однако, подчеркнуть, что при совместном обитании в зонах вторичного контакта особи всех трех фенотипов занимают, как правило, одни и те же местообитания, так что какая-либо биотопическая сегрегация между ними в этих условиях отсутствует.

Популяции разных форм, обитающие в сходных ландшафтах на одной и гой же широте, приступают к размножению в существенно разные сроки. Например, в популяции формы *picata* в Копетдаге (около 38° с.ш.) массовый прилет самок приходится на вторую половину марта, а к гнездостроению птицы приступают, начиная с первой декады апреля. На той же широте в предгорных районах Памиро-Алая (например, на хребте Хозратишох) массовый прилет самок формы *opistholeuca* начинается только с середины апреля, т.е. на месяц позже, чем в копетдагской популяции формы *picata.*

В низкогорьях крайнего юга Средней Азии различия в сроках начала размножения форм *picata* (Бадхыз) и *capistrata* (юго-восточный Узбекистан) также разнятся примерно на месяц. Начало гнездостроения у пар фенотипа *capistrata* в долине р. Ширабад отмечено в разные годы 6–15 марта, а у пар из бадхызской популяции формы *picata* – не ранее 5–12 апреля. Таким образом, в изученных нами регионах, локализованных между 35° и 38° с.ш., наиболее рано гнездящейся формой оказывается *capistrata,* а наиболее поздно размножающейся – *opistholeuca* (Панов, 1989). Не исключено, что эти различия в фенологии гнездования могут иметь генетическую основу. Раннее гнездование формы *capistrata* в таком случае должно препятствовать ее вселению в высокогорья с их более суровыми климатическими условиями.

Коммуникативное поведение. Проведенный нами сравнительный анализ коммуникативных систем опирался на сопоставление 1) вокализации трех форм «черных каменок», 2) моторики их сигнального поведения и 3) организации основных типов социальных взаимодействий (Костина, Панов, 1981; Панов, 1989). Оказалось, что при полном структурном изоморфизме сравниваемых коммуникативных систем наблюдаются некоторые количественные различия в характеристиках отдельных элементов этих систем и их структурных блоков.

Акустические репертуары «черных каменок» построены на комбинаторике шести типов базовых вокальных элементов и включают, кроме того, четыре варианта песен. Обнаруженные различия затрагивают физическую структуру одного из шести базовых элементов («короткий щелчок»), который различается по временным и частотным характеристикам у форм *picata* и *capistrata* (данные по форме *opistholeuca* отсутствуют). Найдены также различия в организации по крайней мере одного типа песен («короткие

---

opistholeuca» – t=1.53, различия недостоверны (p=0.78). По годовалым самцам: *picata* и *opistholeuca* – t=4.22, p=0.0002; *picata* и «*capistrata* × *opistholeuca*»– t=6.51, p<0.0001; *opistoleuca* и «*capistrata* × *opistholeuca*» – t=0.28, различия недостоверны (p=0.78). По самкам: *picata* и *opistholeuca* – t=3.41, p<0.01; *picata* и «*capistrata* × *opistholeuca*» – t=2.97, p<0.01; *opistoleuca* и «*capistrata* × *opistholeuca*» – t=0.007, различия недостоверны (p=0.96). Различия между самками *opistholeuca* и самками из северной части ареала популяций «*capistrata* × *opistholeuca*» достоверны при p<0.05 (t=2.49).

рекламные песни»), причем наиболее заметны эти различия при сравнении автохтонных популяций *opistholeuca* с популяциями из ареалов двух других форм.

Моторика сигнального поведения оказалась практически идентичной у всех трех форм. Лишь в немногих случаях можно говорить о тенденциях к более частому использованию того или иного элемента моторики у одной из форм по сравнению с другими (например, приподнимания широко развернутого хвоста в территориальных и брачных демонстрациях у формы *opistholeuca).*

При сопоставлении организации основных типов социальных взаимодействий отмечен более высокий уровень агрессивности самок формы *capistrata* по сравнению с самками формы *picata* в ситуациях формирования брачных пар. Прекопуляционные взаимодействия у форм *picata* и *opistholeuca* в целом сходны и обнаруживают некоторые отличия от организации аналогичных взаимодействий у формы *capistrata* (см. Панов, 1989: 93–105). Интересно, что в обоих этих типах взаимодействий форма *capistrata* обнаруживает определенное сходство с поведением черношейной каменки *Oenanthe flnschii*, чего нельзя сказать о двух других формах «черных каменок».

Учитывая очень высокую изменчивость всех элементов и форм коммуникативного поведения «черных каменок», эти результаты следует рассматривать как предварительные. Этологическая дифференциация трех форм «черных каменок» требует дальнейшего количественного анализа.

Принимая во внимание значительную степень морфологической дифференциации трех рассмотренных форм, специальный интерес представляют возможности их широкой гибридизации и ее эволюционные последствия.

Гибридизация и ее последствия в комплексе «черные каменки»

Согласно нашей гипотезе, в настоящее время внутри комплекса существуют три основные группы популяций со сравнительно устойчивым фенотипическим обликом. В местах стыков (либо краевых перекрываний) ареалов таких фенотипически устойчивых популяций обитают «переходные» между ними популяции с гораздо более пестрым (и, по-видимому, нерегулярно меняющимся в пространстве и во времени) фенотипическим составом.

Фенотипически устойчивыми популяциями мы считаем следующие:

1. Популяции, в целом отвечающие диагнозу формы *picata.* Они занимают максимальный по площади ареал в западных и южных частях ареала комплекса (рис. 1). По всему ареалу наряду с типичными самцами обычны самцы с примесью белого на голове (уклонение в сторону фенотипа *capistrata*). Местами доля таких «аберрантных» самцов достигает 70% (подробнее см. ниже, «Миграция генов в череде поколений»).

2. Популяции, отвечающие диагнозу формы *opistholeuca* (Бадахшан и Гиндукуш). В ареале этих популяций встречаются немногочисленные особи с фенотипом *picata* (не более 10%). Хотя последние свободно скрещиваются с особями *opistholeuca,* самцы, промежуточные по окраске между этими фенотипами, крайне редки.

3. Полиморфные гибридогенные популяции «*capistrata* × *opistholeuca*», ныне занимающие, как мы полагаем, автохтонный ареал формы *capistrata* (рис. 1). На всем пространстве этого ареала среди самцов сохраняется устойчивое в целом соотношение фенотипов *capistrata, opistholeuca* и промежуточного между ними, высоко изменчивого фенотипа «*evreinowi*». Фенотип *capistrata* преобладает над двумя другими в соотношении от 3 : 1 до 2 : 1 (см. ниже, «Устойчивый гибридогенный полиморфизм»).

В зонах контакта последней группы популяций с двумя другими обитают гибридные популяции непостоянного состава. Такие популяции локализованы в северо-восточном Афганистане (Paludan, 1959) и в юго-западном Таджикистане (см. ниже). Кроме

того, возможно существование подобных популяций на стыке ареалов *opistholeuca* и *picata* в северо-западном Пакистане, куда по долинам крупных рек из северного Афганистана проникают также особи с фенотипом *capistrata* (Ticehurst, 1922; Paludan, 1959; рис. 1).

Ниже мы подробнее рассмотрим: 1) ситуацию в ареале полиморфных гибридогенных популяций «*capistrata* x *opistholeuca*», 2) гибридную зону на стыке ареала этих популяций с автохтонными популяциями *opistholeuca* в Таджикистане и 3) интрогрессию генов *capistrata* из полиморфной популяции «*capistrata* x *opistholeuca*» в автохтонный ареал формы *picata* в южной Туркмении.

Полиморфные гибридогенные популяции «*capistrata* × *opistholeuca*». Популяции, населяющие низкогорья востока Средней Азии (крайнего юго-востока Туркмении, восточного Узбекистана и юго-западного Таджикистана) и северного Афганистана – от останцовых гор Кызылкумов до северных предгорий Паропамиза и Гиндукуша, мы считаем сформировавшимися в результате давней интрогрессивной гибридизации между автохтонной формой *capistrata* и некогда вселившейся сюда с юга и юго-востока формой *opistholeuca.* Эти популяции на всем пространстве ареала (порядка 750 км по долготе и 200 км по широте) сохраняют относительное постоянство своего фенотшшческого состава (табл. 2). Концентрация численно преобладающего фенотипа *capistrata* составляет в разных выборках от 68 до 78%, а фенотипов *opistholeuca* и *evreinowi,* фактически объединенных в единый ряд континуальной изменчивости, – от 17.5 до 32% (фенотипы *picata* и промежуточные между ними *picata* и *capistrata* в норме присутствуют только в самых южных участках рассматриваемой территории, вблизи подходящего к ней с юго-запада и с юга ареала формы *picata*).

Степень географической изменчивости фенотипического состава этой группы популяций мы оценили с применением дисперсионного анализа качественных признаков для однофакторного комплекса (Лакин, 1973, с. 302), исходя из нулевой гипотезы, что на всем пространстве очерченного выше ареала соотношение фенотипов *capistrata,* с одной стороны, и *opistholeuca+evreinowi,* с другой, остается постоянным. Оказалось, однако, что эта гипотеза должна быть отвергнута с вероятностью $p > 0.95$ ($k_1 = 3$, $k_2 = 473$, $F = 3.15$, сила влияния фактора 1,96%). Отсутствие полного единообразия обусловлено некоторым своеобразием популяции Дарбазы, где концентрация фенотипа *capistrata* ниже, а двух других фенотипов вместе взятых выше (табл. 2), чем во всех прочих изученных выборках. Отличие популяции Дарбазы от ближайших к ней популяций останцовых гор Кызылкумов и хребта Нуратау соответствует нижнему порогу достоверности ($t = 1.97$, $p < 0.05$), ее отличие от расположенной в 450 км южнее популяции Ширабада более значимо ($t = 2.94$; $p < 0.01$). Такая неоднородность фенотипического состава разных популяций может быть связана с «островным» характером многих из них (рис. 1) – в том числе, вероятно, и той группы популяций, к которым относится население черных каменок окрестностей Дарбазы.

Все сказанное наводит на мысль, что описанные здесь популяции можно рассматривать как достаточно гомогенную эволюционно-генетическую общность, к которой применимо понятие сбалансированного полиморфизма, имеющего в данном случае гибридогенную природу. В пользу этого предположения говорят следующие факты и соображения.

1. О единстве генофонда интересующей нас группы популяций свидетельствует мономорфизм самок, окрашенных по типу самок формы *capistrata.* Значимая примесь самок с признаками *opistholeuca* и *picata* имеет место лишь на южных участках интересующего нас ареала, в популяциях северного Афганистана и южного Узбекистана (популяция Ширабада – см. Панов, 1989). Во всех прочих популяциях, данные по которым сведены в табл. 2, все самки окрашены единообразно.

Таблица 2. Доля самцов с разными фенотипами в некоторых участках ареала полиморфной гибридогенной популяции «*capistrata* × *opistholeuca*»

Регионы*	Фенотипы					Всего самцов
	capistrata	*opistholeuca*	*evreinowi*	*picata*	*picata* x *capistrata*	
1. Низкогорья Кызылкумов (хребты Тамдытау, Букантау, Актау, Нуратау)**	77.5 (78.1)****		21.7*** (21.9)	0.8	–	129 (128)*****
2. Нуратинский заповедник (хребет Нуратау)	(75.0)	(12.5)	(12.5)	–	–	(16)
3. Чимкентская обл., южный Казахстан, пос. Дарбаза (1986 г.)	(68.0)		(32.0)***	–	–	(75)
Там же, 1987 г.	67.0 (68.4)	18.6 (18.8)	12.7 (12.8)	–	0.9	118 (117)
4. Западный Таджикистан, хребет Бабатаг	77.8 (80.8)	7.4 (7.7)	11.1 (11.5)		3.7	27 (26)
5. Южный Узбекистан, Ширабад (1971 г.)	73.4 (83.9)	6.3 (7.2)	7.8 (8.9)	3.1	9.4	64 (56)
Там же, 1973 г.	75.0 (81.3)	7.8 (8.5)	9.4 (10.2)	3.1	4.7	64 (59)
6. Южный Таджикистан, хребет Каратау	78.6	–	(21.4)	–	–	(14)

* Номера регионов соответствуют цифрам на рис. 1.
** По неопубликованным данным О.В. Митропольского и Э.Р. Фоттелера.
*** Наблюдатель не дифференцировал фенотипы *opistholeuca* и *evreinowi*.
**** В скобках процентные соотношения фенотипов без учета особей *picata* и *picata* ґ *capistrata*.
***** В скобках суммарное число самцов без учета фенотипов *picata* и *picata* x *capistrata*.

2. Данные индивидуального мечения в популяции Дарбазы указывают на отсутствие строгой избирательности скрещиваний у особей обоих полов. Как следует из приводимой ниже матрицы, самка, имеющая отцом самца данного фенотипа (например, *capistrata*), может успешно размножаться в паре с самцом другого фенотипа – например, *opistholeuca*.

Эти результаты не позволяют отвергнуть нулевую гипотезу об отсутствии ассортативного скрещивания (критерий $ч^2$ формула Фишера, $p = 0.33$; см. Урбах, 1963: 265). Об отсутствии по крайней мере жесткой ассортативности свидетельствуют данные, согласно которым одна и та же самка в разные годы может успешно размножаться в парах с самцами разных фенотипов.

3. О принадлежности самцов разных фенотипов к единому генофонду свидетельствует также характер наследования окрасочных признаков у самцов, происходящих от отцов (и дедов) с известными фенотипами. Как следует из приведенной ниже матрицы, в потомстве самца данного фенотипа могут присутствовать самцы другого фенотипа. Иногда в одном и том же выводке присутствуют самцы разных фенотипов. Имеющиеся у нас на этот счет данные конспективно сводятся к следующему:

Имея в виду все сказанное, можно считать, что форма *capistrata* ныне уже не существует как замкнутая генетическая система. На ее месте в результате давней интрогрессивной гибридизации возникла новая полиморфная общность, взаимодействующая как некое целое с соседними популяциями *opistholeuca* и *picata.*

Гибридизация на стыке ареалов полиморфной популяции «*capistrata* × *opistholeuca*» и автохтонной популяции *opistholeuca.* На юго-востоке западного Таджикистана, в междуречье Пянджа и его притока Кызылсу, проведены исследования на трансекте (около 100 км в направлении с юго-запада на северо-восток) между предгорьями хребта Каратау на правом берегу р. Кызылсу и восточными склонами хребта Хазратишох, близ пос. Хирманджоу. Между хребтами Каратау и Хазратишох расположена Южно-Таджикская депрессия с единственной, одиночно стоящей горой Ходжа-мумин.

Популяция предгорий хребта Каратау принадлежит описанной выше полиморфной популяции «*capistrata* × *opistholeuca*» (табл. 2). Из 14 наблюдавшихся здесь самцов 11 имели фенотип *capistrata* и три – фенотип *evreinowi.* На противоположном северо-восточном конце трансекта (пос. Хирманджоу) все 18 встреченных самцов имели фенотип *opistholeuca.* Последняя популяция занимает крайний северо-западный участок автохтонного ареала *opistholeuca.*

В промежутке между названными точками, по южной и восточной окраинам Южно-Таджикской депрессии и на склонах горы Ходжамумин мы обследовали пять демов, включавших в себя от 6 до 24 пар. Фенотипический состав демов сильно варьирует. Суммарное соотношение фенотипов *capistrata, opistholeuca* и *evreinowi* составляло в этих демах 25.8 : 48.4 : 25.8 ($n = 62$), что с высокой достоверностью отличается от состава всех популяций из ареала рассмотренной выше полиморфной общности «*capistrata* × *opistholeuca*» ($t = 7.22$–9.12, $p < 0.00001$).

Существенно также, что здесь, в отличие от полиморфных популяций «*capistrata* × *opistholeuca*», окраска самок изменчива: наряду с численно преобладающими самками типа *capistrata* вполне обычны самки типа *opistholeuca* и промежуточных фенотипов (9 из 43, наблюдавшихся в обследованном регионе). Таким образом, в данном случае перед нами гетерогенная в генетическом отношении гибридная популяция, в которой не стабилизировался мономорфный фенотип самок, как это имело место в ранее рассмотренных полиморфных гибридогенных популяциях.

Заканчивая описание этой гибридной зоны, следует упомянуть о присутствии здесь в небольшом количестве самцов (2) и самок (2) фенотипа *picata,* а также трех самцов с фенотипами гибридов *picata* × *capistrata* (не исключено, что примесь генов *picata* могла быть и у некоторых самцов фенотипа «*evreinowi*».) Среди 96 самцов, которых мы наблюдали на трансекте, доля фенотипа *picata* составляет всего лишь 2.1%, что сопоставимо с долей «чуждых» фенотипов в других популяциях черных каменок – в том числе и тех, которые обладают достаточно устойчивым фенотипическим составом (см., например, табл. 2). Мы объясняем присутствие этих редких в популяции фенотипов случайными залетами единичных особей за пределы основного гнездового ареала. Здесь эти залетные особи дают потомство с представителями местной формы, тем самым осуществляя вклад чуждых генов в генофонд аборигенной популяции. Эти чуждые гены далее могут передаваться в череде поколений, тем самым изменяя с течением времени фенотип местной популяции.

Таблица 3. Соотношение (%) самцов с разной окраской оперения головы в автохтонном ареале *picata*.

Регион*	Годы добычи экземпляров	Балльные оценки окраски оперения головы								Число экз.
		0	1	2	3	4	5	6	7	
1. Бадхыз и	До 1964	50.0	–	50.0	–	–	–	–	–	2
восточный Копетдаг	1990	68.7	18.7	6.3	6.3	–	–	–	–	16
	До 1900	100.0	–	–	–	–	–	–	–	4
2. Центральный	1925–1934	87.5	–	–	–	12.5	–	–	–	8
Копетдаг	1978–1984	71.4	–	–	–	28.6	–	–	–	14
	1989	56.3	12.5	12.5	12.5	6.2	–	–	–	16
	Всего	71.8	9.8	4.8	4.8	14.3	–	–	–	42
	До 1963	50.0	–	–	–	50.0	–	–	–	2
3. Западный	1979–1984	58.5	8.3	8.3	–	–	8.3	8.3	8.3	12
Копетдаг	1989	30.0	40.0	20.0	–	–	10.0	–	–	20
	Всего	41.2	26.5	14.7	–	2.9	8.9	2.9	2.9	34
4. Окрестности	До 1900	100.0	–	–	–	–	–	–	–	3
Красноводска	1988	25.7	34.3	28.6	8.6	–	–	2.8	–	35
	1989	33.3	33.3	20.0	13.4	–	–	–	–	15
	1990	42.9	42.9	14.2	–	–	–	–	–	7
	Всего	33.3	33.3	23.4	8.3	–	–	1.7	–	60
5. Иран	До 1900	86.7	13.3	–	–	–	–	–	–	15
6. Индия, Пакистан	До 1900	66.7	33.3	–	–	–	–	–	–	6
	Всего:	53.1	21.7	13.1	4.6	4.0	1.8	1.1	0.6	175

* Номера регионов соответствуют цифрам на рис. 2.

Миграция генов *capistrata* в автохтонный ареал формы *picata*. Мы оценили долю самцов типа *picata* с примесью белых перьев на голове в четырех регионах, расположенных на трансекте по северо-западному краю ареала формы *picata* в южной Туркмении. Крайняя восточная точка (Бадхыз) отстоит примерно на 200–300 км от зоны контакта формы *picata* и полиморфной популяции *«capistrata* × *opistholeuca»* в северном Афганистане (Paludan, 1959). Три другие выборки получены в регионах, отделенных от района взятия первой и друг от друга дистанциями того же порядка (250–300 км). Это центральный Копетдаг и окрестности Красноводска (табл. 3; рис. 2).

Степень присутствия белизны в оперении головы самцов мы оценивали по 8-балльной системе: 0 – чистый фенотип *picata,* 7 – фенотипически чистая *capistrata,* 1–6 – промежуточные варианты.

Из табл. 3 можно видеть, что самцы с примесью белых перьев на голове не представляют редкости на всей изученной территории, а в красноводской популяции они даже преобладают численно над самцами стандартного фенотипа. Причиной присутствия изученного признака в популяциях *picata* может быть, во-первых, гомологичная изменчивость подвидов черной каменки и, во-вторых, интрогрессия генов *capistrata* в ареал *picata.* В последнем случае миграция генов может идти а) в череде поколений (за счет возвратных скрещиваний гибридов, происходящих из зоны вторичного контакта двух форм, и потомков от этих скрещиваний, с представителями автохтонных популяций *picata*) и б) за счет случайных залетов особей с фенотипом *capistrata* в ареал формы *picata.* Ни одна из перечисленных возможностей не исключает все прочие. В пользу предположения о переносе чуждых генов залетными особями свидетельствует наблю-

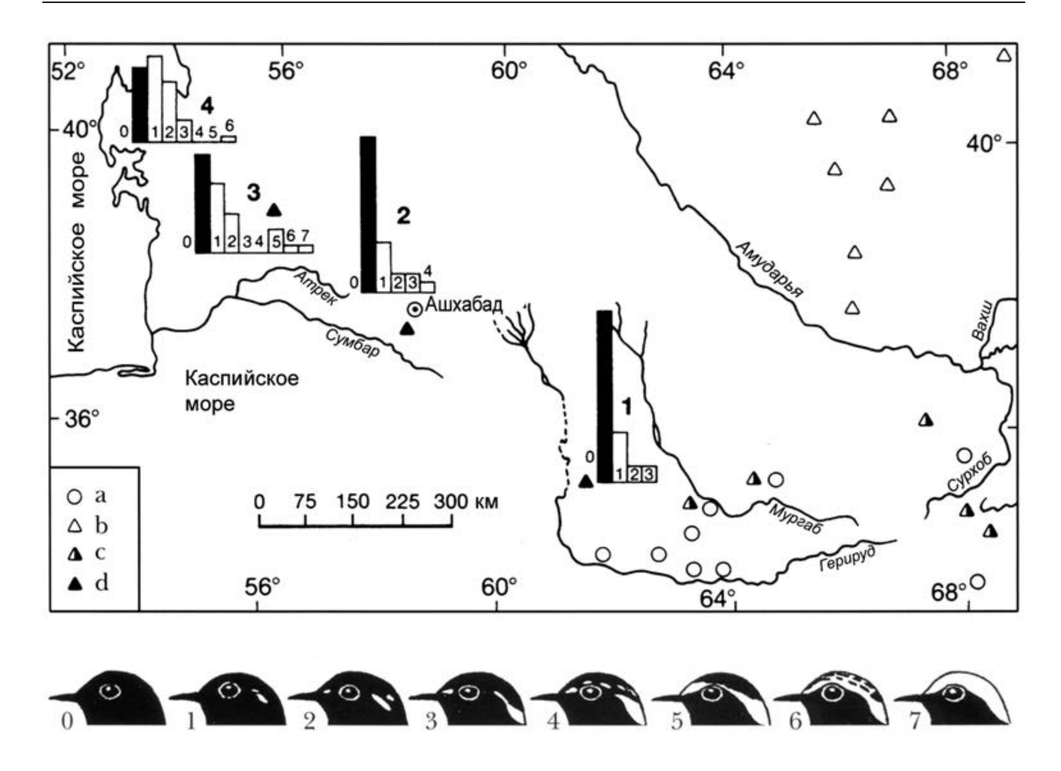


Рис. 2. Соотношение числа самцов с разной окраской головы (%) в Бадхызе (точка 1*, n* = 16), центральном Копетдаге (точка 2*, n* = 38), западном Копетдаге (точка 3*, n* = 33) и в окрестностях Красноводска (точка 4*, n* = 57); *а* – находки *picata у* северной границы ее ареала в Афганистане (из Paludan, 1959), *б* – крайние западные находки самцов с фенотипом *capistrata* в СССР, в – находки *capistrata* в северном Афганистане (Paludan, 1959), *г* – находки размножающихся самцов *capistrata* в ареале формы *picata.* Оценка головы в баллах: 0 – фенотипически чистая *picati.* 7 – фенотипически чистая *opistholeuca,* 1–6 – промежуточные фенотипы. Порядок расположения столбцов в гистограммах (слева направо) соответствует увеличению баллов от 0 до 7. Черные столбцы – доля в популяциях черноголовых самцов с фенотипом «чистая *picata*».

давшийся нами факт успешного размножения в центральном Копетдаге (окрестности Геоктепе) типичного самца *capistrata* в паре с самкой *picata* (см. также Бельская, 1961). Вместе с тем, гипотезе интрогрессии генов противоречит, на первый взгляд, увеличение (а не уменьшение) доли самцов *picata* с белизной на голове в западном направлении, т.е. в противоположную сторону от зоны вторичного контакта формы *picata* с носителями генома *capistrata* (табл. 3 и рис. 2).

Это обстоятельство можно примирить с гипотезой миграции чуждых генов, если отказаться от мысли, что поток чуждых генов непременно должен быть равномерным в пространстве и во времени. Понятно, что на динамику фенотипического состава может в принципе влиять не только степень удаленности данной популяции от области локализации чужеродного генофонда, но и степень изоляции этой популяции от соседних, в целом однотипных с ней. В этом смысле показательна максимальная концентрация признака «частичной белоголовости» в западном Копетдаге и в низкогорьях юго-восточного Прикаспия, где пригодные для гнездования черных каменок местообитания имеют не сплошное (как в центральном Копетдаге), а пятнистое распределение. В полуизолированных демах, населяющих удаленные друг от друга возвышенности, возможна

сравнительно быстрая фиксация новых признаков, определяемых в данном случае чуждыми генами *capistrata*, занесенными в дем.

Ограниченный объем имеющихся у нас выборок может быть не вполне адекватным в том смысле, что на доступном нам материале трудно уловить флюктуации фенотипического состава во времени. Что такие флюктуации возможны даже на коротких промежутках времени, свидетельствует ряд фактов. Так, в выборке, полученной в популяции Бадхыза в 1990 г., доля самцов *picata* с белизной на голове минимальна среди всех выборок, приведенных в табл. 3 (в этой таблице в целях единообразия мы использовали только сведения об экземплярах, добытых между 1978 и 1990 гг.). В том же регионе в 1976–1977 гг., по данным визуальных наблюдений, 13 самцов (50%) из 26, попавших в учеты, имели белизну на голове, оцениваемую 2–5 баллами (такие белые отметины хорошо видны в бинокль с 12-кратным увеличением. Иными словами, доля самцов с белизной такого характера в эти годы в Бадхызе заметно выше, чем в 1990 г., и превышает соответствующие значения в табл. 2 для трех других изученных популяций.

Аналогичную картину временной изменчивости интересующего нас признака мы имеем в центральном Копетдаге. Среди 13 самцов, добытых здесь до 1936 г., 12 (92.3%) представлены чистыми фенотипами *picata*, и лишь один (7.7%) имеет белые отметины на голове, оцениваемые баллом 4. Среди 30 экз., полученных из того же региона в 1978–1989 гг., белые отметины на голове имеются уже у 11 (36.7%) самцов, причем у пяти (16.7%) они хорошо выражены (различия между этими двумя выборками по соотношению долей «типичных» самцов и самцов с белизной на голове достоверны при $p < 0.05$; $t = 2.42$).

Имея в виду все сказанное, попытаемся нарисовать гипотетическую картину становления и эволюции комплекса «черные каменки». Согласно предлагаемой модели, комплекс представляет собой стандартный политипический вид, состоящий из трех географических рас, первоначально мономорфных по окраске самцов (а в случае формы *capistrata* – также и самок). Эти расы обособились и дивергировали в условиях географической изоляции, а затем, в результате расширения их ареалов, вступили во вторичный контакт и начали скрещиваться друг с другом.

Именно перемешиванием дивергировавших групп популяций в зонах вторичного контакта этих групп, а также последующими процессами их более глубокой генетической интеграции (формирование панмиксных гибридных популяций, интрогрессия чуждых генов в генофонд той или иной расы) обусловлена та фенотипическая неоднородность большинства популяций «черных каменок», которую принято называть «полиморфизмом». Нетрудно видеть, что последнее понятие в его общепринятом толковании (см., например, Mayr, Stresemann, 1950) не вполне приложимо к исследованному случаю. Действительно, здесь перед нами либо «ложный полиморфизм», т.е. одновременное присутствие представителей двух (или трех) разных таксонов в области их вторичного контакта (как это имеет место, например, в зоне гибридизации между *opistholeuca* и полиморфной популяцией *capistrata –opistholeuca* в междуречье Пянджа и Кызылсу), либо «гибридогенный полиморфизм», возникающий в результате длительной интрогрессивной гибридизации между двумя первоначально автономными формами (популяции, населяющие, в частности, территории Узбекистана).

Приняв этот сценарий в целом, проще всего было бы допустить в качестве начального его этапа единовременное расщепление некоего предкового вида на три группы популяций. Одна из них (нынешняя форма *picata*) обособилась в пределах Иранского нагорья; вторая (*opistholeuca*) сформировалась в горных районах запада Центральной Азии (Памир и Гиндукуш); третья (*capistrata*) первоначально занимала низкогорья западного Гиссаро-Алая и прилежащие территории.

В эту схему единовременного расщепления предкового вида, однако, не вполне укладываются некоторые факты, которые, если они правильно интерпретированы, могут

свидетельствовать о неодинаковом уровне дивергенции названных форм и, следовательно, о разной степени их генеалогической близости друг другу (т.е. о разном их эволюционном возрасте). Создается впечатление, что *picata* и *opistholeuca* представляют собой сестринские таксоны, тогда как *capistrata* стоит несколько особняком. В пользу этих соображений свидетельствуют следующие аргументы:

1. У формы *capistrata* самки мономорфны и резко отличаются по окраске от самцов. У форм *picata* и *opistholeuca* окраска самок изменчива, причем часть самок почти не отличаются по окраске от самцов. Это говорит о существовании определенных различий между *capistrata* и двумя другими формами в генетических и физиологических механизмах регуляции окраски самок.

2. Организация предсовокупительных взаимодействий имеет общую схему у форм *picata* и *opistholeuca,* отличающуюся, по нашим данным, от схемы, характерной для *capistrata* и напоминающей в этом отношении то, что известно для черношейной каменки *O. finschti* (Панов, 1989: 101–103).

Форма *capistrata* приступает к размножению в заметно более ранние сроки, нежели две другие формы. Это может быть обусловлено исконными связями первой формы с аридными низкогорьями и двух других форм – с их изначальной приуроченностью к обитанию в более возвышенных гористых местностях.

Учитывая все сказанное, можно представить себе два варианта становления комплекса «черных каменок». Один из них – не более чем модификация рассмотренной ранее схемы единовременного расщепления предкового вида. Можно допустить, что сначала произошло его разделение на две группы популяций, которые мы условно обозначим как «низкогорные» и «высокогорные».

Первая из них дала впоследствии современную форму *capistrata,* вторая же в дальнейшем разделилась на формы *picata* и *opistholeuca.*

Не исключен и принципиально иной сценарий становления комплекса «черных каменок», предполагающий возможность двух последовательных инвазий в их современный ареал из ареала их предков, которыми, по всей видимости, были африканские и переднеазиатские каменки надвида *lugens – lugentoides – lugubris* (см., например, Панов, 1989; Tye, 1989). При этом в одном случае иммигрантами могли быть выходцы из ареала группы *lugens,* самцы которой имеют тот же тип окраски, что и самцы *capistrata.* Другая волна переселенцев могла происходить из ареала группы *lugubris,* для самцов которой характерна высокая степень пигментации, свойственная также формам *picata* и *opistholeuca* (Tye, 1989: 173).

Для решения вопроса о том, какой из предложенных сценариев наиболее правдоподобен, необходимы дальнейшие сравнительные исследования внутри комплекса черных каменок, а также сопоставление разных представителей этой группы с недостаточно изученными в настоящее время каменками комплекса *lugens – lugentoides – lugubris.* Приоритет в этих исследованиях должен принадлежать сравнительно-этологическим и молекулярно-генетическим подходам.

Литература

Бельская Г.С. 1961. К экологии черной каменки. Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН ТуркмССР 7: 43-54.

Зарудный Н.А., 1923. О некоторых чеканах (*Saxicola picata* Blyth, *S. capistrata* Gould, *S. opistholeuca* Strickland и S. *opistholeuca evreinowi* Zar.). Изв. Туркестанск. отд. Русск. геогр. о-ва. 41: 72-81. Ташкент.

Костина Г.Н., Панов Е.Н. 1981. Индивидуальная и географическая изменчивость песни у черной каменки *Oenanthe picata*. Зоол. журн. 60(9): 1374-1385.

Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. М.: Высшая школа. 343 с.

Лоскот В.М. 1972. Внутривидовая изменчивость каменки черной. Вестн. зоол. 4: 28-34.
Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.
Степанян Л.С. 1978. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные Passeriformes. М.: Наука. 391 с.
Урбах В.Ю. 1963. Математическая статистика для биологов и медиков. М.: Изд-во АН СССР. 323 с.
Desfayes M., Prac J.C. 1978. Notes on habitat and distribution of mountain birds in southern Iran. Bonn. Zool. Beitr. 29: 18-37.
Haffer J. 1977. Secondary contact zones of birds in northern Iran. Bonn. Zool. Monogr. 10: 1-64.
Mayr E., Stresemann E. 1950. Polymorphism in the chat genus *Oenanthe*. Evolution 4: 291-300.
Paludan K. 1959. On the birds of Afghanistan. Vied. medd. Dan. Naturhist. Foren. 122: 1-332.
Panow E.N. 1974. Die Steinschmдtzer der nцrdlichen Palдarktis. Wittenberg-Lutherstadt. 128 S.
Panow E.N. 1980. Divergenz und Hybridization in der Gruppe der Elster-Steinschmдtzer (*Oenanthe picata*). Mitt. Zool. Mus. Berlin. 56. Suppl. 4: 3-23.
Ratti I.T. 1979. Reproductive separation and isolating mechanisms between sympatric dark- and light-phase western grebes. Auk 96: 573-586.
Ticehurst C.B. 1922. Notes on some Indian wheatears. Ibis 4: 151-158.
Tye A. 1989. Superspecies in the genus *Oenanthe* (Aves, Turdidae). Bonn. Zool. Beitr. 40: 165-182.

17. Фенотипический состав и успех размножения в гибридной популяции плешанки *Oenanthe pleschanka* и испанской каменки *O. hispanica* в восточном Азербайджане[1]

Вопрос о том, какого рода события могут иметь место в зонах контакта и гибридизации заметно дивергировавших форм (обозначаемых часто как «морфологические» либо «таксономические вицы»), является одним из самых важных в теории микроэволюции. Наиболее популярна следующая точка зрения: при том уровне дивергенции, когда сравниваемые формы интуитивно воспринимаются как «виды», в случае их гибридизации наиболее вероятны нарушения процессов репродукции. Предполагается, что потомки смешанных пар обладают пониженной плодовитостью и жизнеспособностью (Майр, 1968).

Согласно этой точке зрения, повышенная элиминация особей со смешанной наследственностью («гибридов») имеет два возможных следствия. Первое состоит в снижении общего репродуктивного потенциала в гибридной зоне, что должно препятствовать ее расширению (одно из наиболее распространенных объяснений узости гибридных зон). Второе следствие предполагает преимущественное воспроизведение генотипически чистых особей, строго избирательных в выборе полового партнера (положительно ассортативное скрещивание с конспецифичными особями). Считают, что действующий таким образом дизруптивный отбор в гибридной популяции должен вести к совершенствованию прекопуляционных изолирующих барьеров и к восстановлению генетической чистоты форм, ныне вовлеченных в гибридизацию.

Эта система воззрений является в настоящее время не более чем одной из возможных гипотез и, как всякая гипотеза, требует эмпирической проверки. Первым шагом в этом направлении может быть только детальное изучение событий, имеющих место в гибридных зонах. Многолетнее исследование гибридных популяций с использованием методов индивидуального мечения позволяет получить ответы по крайней мере на два вопроса, кардинальные для анализируемой гипотезы: 1. Имеет ли место снижение репродуктивного успеха при гибридизации? 2. Имеет ли место в гибридной зоне ассортативность при формировании размножающихся пар?

Мы попытались ответить на эти вопросы на основании длительного изучения локальной популяции в зоне гибридизации плешанки *Oenanthe pleschanka* и испанской каменки *O. hispanica*, которые представляют собой типичный пример близких «таксономических видов», широко гибридизирующих во всех областях их вторичного контакта (рис. 1; Панов, 1989).

Исследованная гибридная популяция принадлежит к западной прикаспийской гибридной зоне, локализованной в Дагестане и Азербайджане (Лоскот, 1986; Панов, 1986). Возраст этой зоны, возможно, сопоставим с возрастом зоны гибридизации плешанки и испанской каменки в южном Прикаспии, который оценивается в 6–10 тыс. лет (Haffer, 1977).

Исследованная популяция занимает склоны одиночно стоящей столовой горы Беюк-Даш и прилежащие каменистые участки Гобустанского историко-художественного заповедника (близ пос. Гобустан в 50 км южнее Баку). Гора Беюк-Даш образована каменной плитой размерами приблизительно 1500 × 500 м. Склоны – местами с отвесными скальными стенами, местами лёссовые с более или менее выраженными каменистыми осыпями и отдельными выходами коренной породы.

---

[1] В.И. Грабовский, Е.Н. Панов, А.С. Рубцов. Зол. ж. 1992 71(1) : 109–121.

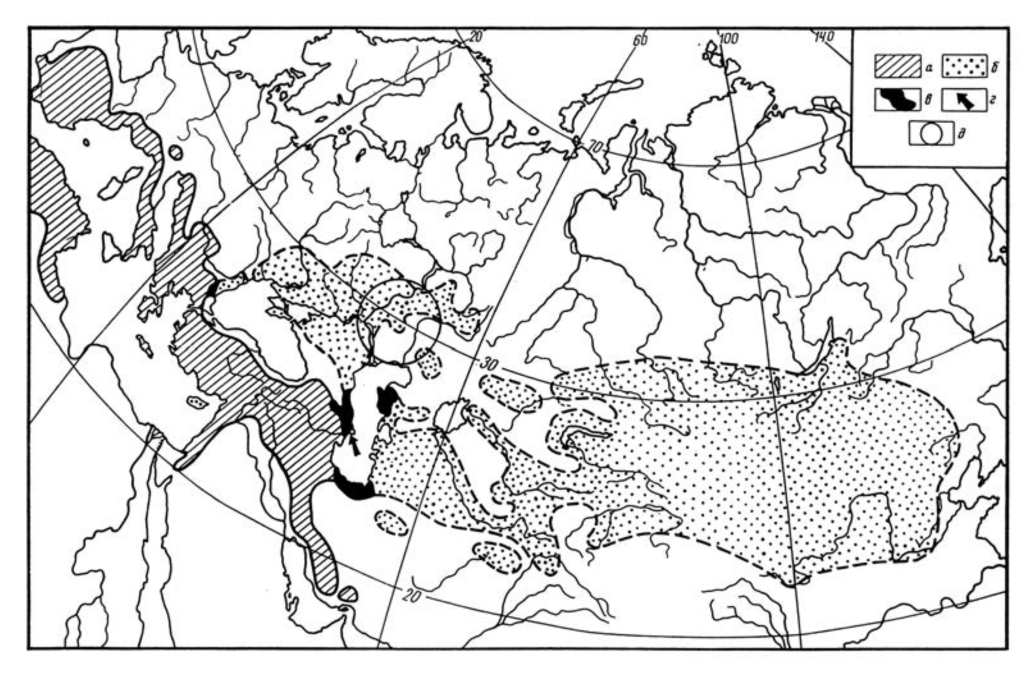


Рис. 1. Ареалы и зоны гибридизации плешанки и испанской каменки: *а* – ареал испанской каменки; *б* – ареал плешанки; *в* – гибридные зоны; *г* – популяция Гобустана; *д* – район, из которого взята выборка по длине 1-го махового у плешанки (см. табл. 2).

Общая численность исследованной популяции в разные годы не превышала 50–70 пар. Негнездящиеся самцы (в основном первогодки) составляют в среднем 25% от общего числа самцов. Каменки с относительно высокой плотностью равномерно заселяют каменистые террасы восточного склона горы и более разреженно и менее равномерно гнездятся вдоль западного, лёссового склона. Размещение друг относительно друга пар, представленных особями разных фенотипов, не отличается от случайного (рис. 2).

Сбор данных проводили в 1986–1990 гг. в периоды массового вылупления птенцов первой генерации (последняя декада мая – первая декада июня). В 1989 г. работу продолжили до 23 июня, что позволило получить данные о втором цикле гнездования.

Отлов птиц проводили ловушками типа западни – «на драку», с использованием манных птиц обоих полов либо на гнездах. Всего отловлено 105 самцов и 78 самок, из них повторно в последующие годы – соответственно 41 и 18. Пойманных птиц измеряли, их окраску подробно описывали и зарисовывали, иногда фотографировали. Птиц метили цветными пластиковыми и стандартными алюминиевыми кольцами.

В работе использовали материалы коллекций ЗИН АН СССР (Санкт-Петербург), Зоологического музея МГУ, Государственного Дарвиновского музея. Пользуясь случаем, приносим благодарность за помощь в сборе полевых материалов В.Н. Иваненко и А.В. Фильчагову.

Фенотипический состав популяции. Для изученной популяции характерна высокая индивидуальная изменчивость окраски как самцов, так и самок. Повторные отловы показывают постоянство рисунка окраски одной и той же особи из года в год, Отметим индивидуально специфичный, подобно узорам дерматоглифики, черно-белый рисунок на рулевых. На индивидуальную изменчивость накладываются возрастная и сезонная. Самцы-первогодки отличаются от самцов старших возрастных групп более тусклой ок-

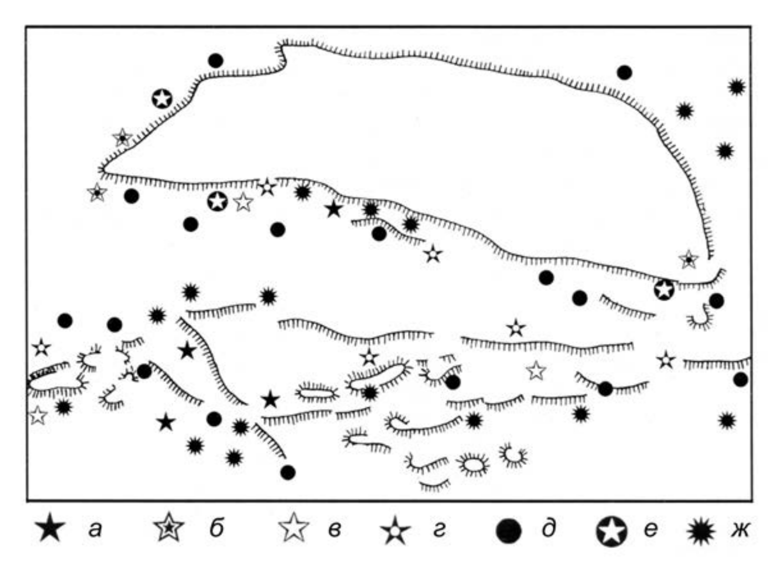


Рис. 2. Размещение гнездящихся самцов разных фенотипов по склонам горы Беюк-Даш в 1989 г.: *а* – «*pleschanka*», *б* – «*hispanica stapazina*», *в* – «*hispanica aurita*», *г* – «*gaddi*», *д* – «*transfuga*», *е* – «черногорлая *gaddi*». Без буквенных обозначений даны варианты, промежуточные между указанными (см. текст).

раской: все те участки оперения, которые у взрослых самцов окрашены в черный цвет, у них серовато-бурые. Самцы-первогодки отличаются также более мелкими размерами (в частности, укороченным крылом) и удлиненным но отношению к кроющим первым маховым (табл. 1).

Таблица 1. Некоторые морфологические характеристики каменок в гибридной популяции Гобустана

Признак, мм	Фенотипический класс	Самцы старше 1 года	Самцы-первогодки	Самки всех возрастов
Длина крыла	«*pleshanka*»	89.5±0.5 (27)*	87.0±0.6 (10)	86.0±0.4 (29)
	«*hispanica*»	90.5±0.6 (8)	87.8±1.1 (6)	85.3±0.6 (17)
	гибриды	89.6±0.4 (43)	87.5±0.5 (21)	85.9±0.3 (32)
	в среднем	89.7±0.2 (78)	87.5±0.3 (37)	85.9±0.3 (78)
Первое маховое	«*pleshanka*»	+0.4±0.4 (27)**	+1.7±0.4 (10)	+1.3±0.3 (29)
	«*hispanica*»	–0.3±0.2 (8)	+1.2±1.2 (6)	+1.5±0.4 (17)
	гибриды	0.0±0.2 (43)	+1.6±0.4 (21)	+0.8±0.3 (32)
	в среднем	+0.1±0.2 (78)	+1.6±0.3 (37)	+1.3±0.2 (78)
Длина клюва	«*pleshanka*»	12.7±0.2 (27)	12.9±0.2 (10)	13.0±0.3 (29)
	«*hispanica*»	12.8±0.3 (8)	12.9±0.1 (6)	12.9±0.2 (17)
	гибриды	12.9±0.1 (43)	12.8±0.1 (21)	12.8±0.2 (32)
	в среднем	12.8±0.1 (78)	12.9±0.1 (37)	12.9±0.1 (78)
Длина цевки	«*pleshanka*»	25.9±0.2 (27)	26.1±0.4 (10)	25.6±0.2 (29)
	«*hispanica*»	25.9±0.2 (8)	25.9±0.3 (6)	25.6±0.2 (17)
	гибриды	26.0±0.1 (43)	25.9±0.1 (21)	25.4±0.2 (32)
	в среднем	26.0±0.1 (78)	36.0±0.1 (37)	25.5±0.1 (78)

* В скобках – здесь и в других таблицах – объем выборки.

** Знак «+» означает, что первое маховое длиннее кроющих крыла, знак «–», что оно короче их.

Как среди взрослых самцов, так и у самок выборки по разным фенотипам не отличаются друг от друга по стандартным метрическим признакам – таким, как длины крыла, цевки и клюва, а также по длине выступающего за кроющие крыла конца первого махового (табл. 1).

Детальный анализ индивидуальной изменчивости окраски необходим для понимания степени перемешивания генофондов родительских видов, которая, очевидно, тем выше, чем выше соотношение «гибриды» : «чистые фенотипы». Такую оценку легче провести в отношении самцов, окраска которых резко различна у родительских видов (межвидовые различия у самок выражены не столь четко – см. ниже).

Разнообразие фенотипов самцов в изученной популяции удобно представить как результат комбинирования четырех «признаков» (окраска горла, зоба, шеи, спины), каждый из которых может принимать два альтернативных состояния (черная либо белая окраска). Теоретически возможны 16 комбинаций, из которых в Гобустане встречены восемь (рис. 3). При таком подходе изменчивость рассматривается в качестве дискретной, а соотношение фенотипов «*pleshanka*» : «гибриды» : «*hispanica*» оценивается как 31 : 55 : 14. Если все особи, отнесенные к родительским видам на основании их окраски, действительно являются генотипически чистыми, то их суммарная доля в популяции достаточно высока (45%). Иными словами, степень перемешивания генофондов можно оценить как достаточно высокую, но все же не согласующуюся с предположением о полном локальном слиянии видов.

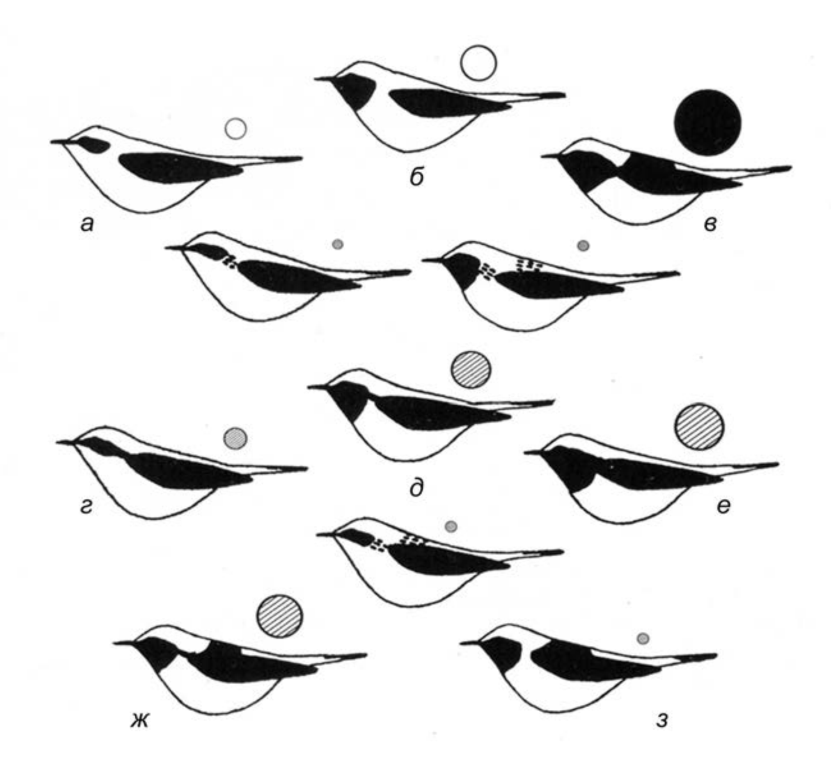


Рис. 3. Некоторые варианты окраски самцов в гибридной популяции Гобустана: *а* – «*hispanica aurita*», *б* – «*hispanica stapazina*», *в* – «*pleschanka*», *г* – «черногорлая *gaddi*», *д* – *gaddi*, *е* – «белоспинная плешанка», *ж*– «*transfuga*», *з* – «черногорлая *libyca*». Без буквенных обозначений даны варианты, промежуточные между указанными (см. текст).
Размеры кружков соответствуют количественным оценкам присутствия фенотипов в популяции.

Однако в действительности, вопреки рассмотренной схеме дискретной изменчивости, определенные участки оперения (именно, бока шеи и спина) могут иметь не только альтернативные варианты окраски – черную либо белую, но и промежуточную, «пеструю» окраску, обязанную двуцветности большего или меньшего числа перьев. За счет этого в популяции оказываются достаточно обычными фенотипы, промежуточные между выделяемыми при дискретной классификации (рис. 3). Наблюдаемая континуальность вариантов окраски приводит к тому, что часть самцов, определяемых по дискретной системе как плешанки либо как испанские каменки, в деталях окраски уклоняются от идеального «видового типа» в сторону класса «гибридных особей».

Это обстоятельство заставило нас предположить, что истинная степень перемешивания генофондов гораздо выше первоначально принятой, и что по крайней мере часть самцов, которых можно было бы отнести к родительским видам, в действительности имеют гибридное происхождение. В пользу этого допущения свидетельствует также тот факт, что «фенотипически чистые» самцы в изученной популяции нередко имеют песню другого вида или же такую, в которой объединены признаки обоих гибридизирующих видов (Грабовский, Панов, в печати).

Для проверки высказанного предположения мы попытались оценить сходство самцов-«плешанок» и самцов-«испанских каменок» из гобустанской популяции с выборками самцов из аллопатрических популяций данных видов (музейные коллекции). Сравнение проводили по двум признакам, по которым выборки из аллопатрических популяций плешанки и испанской каменки достоверно различаются статистически. Это длина 1-го махового относительно кроющих крыла у самцов старше 1 года и степень развития черного цвета в оперении лба (рис. 4). По первому из названных признаков у плешанки нами обнаружена географическая изменчивость, поэтому для анализа были отобраны экземпляры, добытые в Поволжье и северном Прикаспии (Волгоградская, Оренбургская, Уральская и Гурьевская области) – то есть регионе, расположенном максимально близко к исследуемой нами гибридной популяции, но удаленном от нее настолько, чтобы можно было пренебречь влиянием на чистые популяции интрогрессии генов из гибридных зон (рис. 1). У испанской каменки географической изменчивости по длине 1-го махового не обнаружено (возможно, из-за ограниченного объема выборок); не найдено также географической изменчивости по степени почернения лба ни у одного из родительских видов. Это в соответствующих случаях позволило объединить в анализируемых выборках экземпляры из всего ареала того и другого вида.

Как видно из табл. 2, по первому из названных признаков фенотипы «плешанка» и «испанская каменка» из гибридной популяции Гобустана не отличаются друг от друга и занимают промежуточное положение между выборками из чистых популяций названных видов, Что касается второго признака, то по нему вышеназванные фенотипы не отличаются от выборки из чистых популяций плешанки,

Таким образом, мы приходим к выводу о весьма интенсивном перемешивании генофондов родительских видов в Гобустане. В этой ситуации однозначное подразделе-

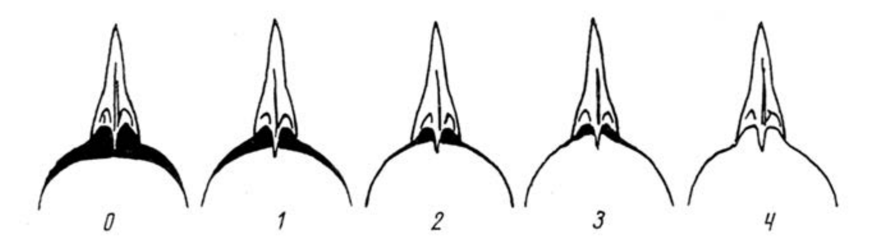


Рис. 4. Балльная оценка степени почернения лба у самцов испанской каменки и плешанки.

Таблица 2. Сравнение по двум признакам популяций *Oenanthe pleshanka* и *O. hispanica* из чистых (аллопатрических) популяций с фенотипическими классами «*hispanica*» и *pleshanka* из гибридной популяции Гобустана*

Анализируемые выборки	Значение признаков					
	расстояние между концами кроющих крыла и концом 1-го махового, мм				степень почернения лба, баллы	
	n	*min*	*max*	$X \pm S_X$	*n*	$X \pm S_X$
1. *O. hispanica*	41	–3.0	+4.5	+1.5±0.3	18	1.0±0.3
2. *O. pleshanka*	13	–2.5	+0.5	–0.8±0.2	40	2.4±0.2
3. «*hispanica*»	6	–1.0	+1.0	–0.2±0.3	8	2.4±0.5
4. «*pleshanka*»	26	–3.0	+3.5	+0.3±0.3	20	2.1±0.3

Критерии различия:		*t*-критерий			*F*-критерий	
Признак	Сравниваемые выборки	*t*	*f*	Достоверность различий	*F*	Достоверность различий
Длина 1-го махового	1 и 2	6.18	39	$p<0.001$	3.62	$p<0.01$
	1 и 3	4.17	30	$p<0.001$	5.26	$p<0.05$
	2 и 4	2.66	28	$p<0.01$	2.76	$p<0.05$
	3 и 4	1.11	21	$p>0.05$	5.02	$p<0.05$
Степень почернения лба	1 и 2	4.49	54	$p<0.001$		
	1 и 3	2.71	23	$p<0.05$		
	2 и 4	0.93	54	$p>0.05$		

* Обозначения как в табл. 1.

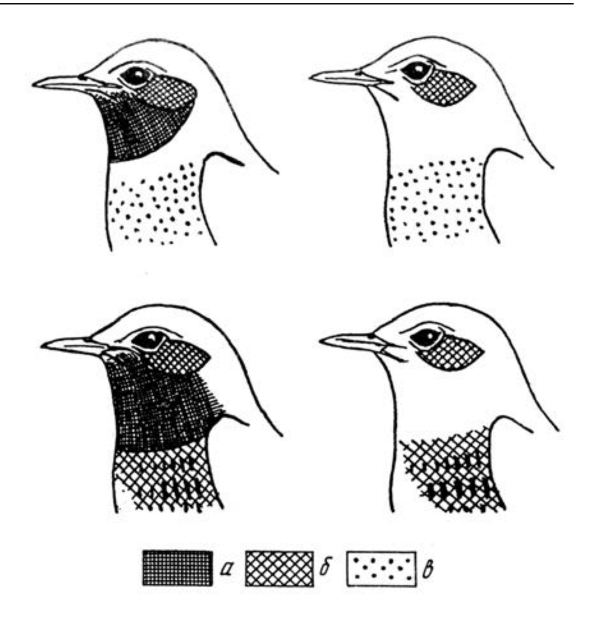
ние особей на гибридных, с одной стороны, и принадлежащих к двум родительским видам – с другой, было бы неправомерным. Поэтому в дальнейшем сопоставляемые нами три категории особей («плешанки», «испанские каменки» и «гибриды») будут рассматриваться исключительно как фенотипические классы. При этом мы не исключаем возможности, что все или почти все особи родительских фенотипов имеют гибридное происхождение. Чтобы подчеркнуть это обстоятельство, видовые названия особей из гибридной популяции Гобустана используются в кавычках.

Самки интересующих нас видов гораздо хуже поддаются определению, чем самцы. Согласно литературным данным, самки плешанки отличаются от самок испанской каменки более темной и холодной по тону окраской верха тела (Ash, Rooke, 1956; Clement, Harris, 1987), бурыми, а не рыжими боками груди (Лоскот, 1983), хорошо выраженными темными стержнями перьев, формирующих пестрины груди (Ash, Rooke, 1956; Sluys, Berg, 1982; Лоскот, 1983, 1986; Панов, 1989: 122-124).

Нам удалось более полно описать отличия в окраске самок родительских видов и предложить гипотетические варианты окраски гибридов. В качестве диагностических выделялись три признака: наличие или отсутствие темных стержней перьев на груди, окраска боков груди и ширина темного оперения горла относительно кроющих уха (рис. 5). Особи, у которых сочетались признаки окраски испанской каменки и плешанки, считались гибридными.

Выделенные признаки окраски самок подвержены значительной индивидуальной изменчивости, что сильно затрудняет диагностирование. У некоторых самок плешанки практически каждое перо на груди имеет темные стержни, но нередко встречаются особи, имеющие на груди только одиночные пестрины. Число пестрин у одной и той же особи может меняться в разные годы. Окраска боков груди изменчива по цвету и по интенсивности у обоих видов, но у плешанки она всегда имеет более холодные бурова-

Рис. 5. Диагностические признаки окраски самок испанской каменки (вверху) и плешанки (внизу): *а* – черноватый цвет, *б* – бурый, *в* – рыжий.



тые тона. Окраска средней части груди не может являться диагностическим признаком, поскольку она варьирует от почти белой до интенсивно рыжей у обоих видов, хотя бывает бурой (разной интенсивности) у самок плешанки. Цвет горла изменяется у самок обоих видов от белого до густо-черного. Из года в год у одной и той же самки горло может быть более или менее темным в зависимости от степени изношенности перьев, но ширина темной зоны оперения остается постоянной. Иногда встречаются птицы с чисто белым горлом либо такие, горло которых не отличается по цвету и тону от окраски смежных участков оперения. Такие особи идентифицировались только по двум признакам: общему тону окраски груди и ее испещренности.

В соответствии с предложенными критериями соотношение самок, обладающих фенотипами «плешанка», «испанская каменка» и «гибриды», статистически не отличается от соотношения тех же фенотипических групп у самцов $ч^2 = 4.27$; $p > 0.05$), что позволяет признать предложенный критерий идентификации самок удовлетворительным.

Соотношение «испанская каменка» : «плешанка» : «гибриды» в разные относительно стабильно для обоих полов (рис. 6): дисперсионный анализ не показывает достоверных различий по годам. Частота встречаемости различных вариантов в окраски самцов сравнима с аналогичными данными из других гибридных популяций в западном и южном Прикаспии (для сравнения см. Панов, 1989).

Фенотипический состав размножающихся пар. Уже из того, что было сказано выше, трудно ожидать строгой избирательности в отношении облика полового партнера при формировании пар. Высокая концентрация в популяции особей, обладающих промежуточными окрасочными и поведенческими (Грабовский, Панов, 1992) признаками и имеющих, по всей видимости, гибридное происхождение, предопределяет их широкое участие в процессах репродукции и, как следствие, дальнейшее увеличение в популяции доли гибридов разных поколений. Все это должно сильно затруднять возможность приобретения генетически чистым особям (если такие имеются) такого же чистокровного конспецифичного партнера.

Действительно, статистический анализ полученных данных не обнаруживает в изученной популяции даже тенденции к ассортативному скрещиванию. Как видно из табл. 3, наблюдаемое распределение 84 гомогамных и гетерогамных пар разного типа недосто-

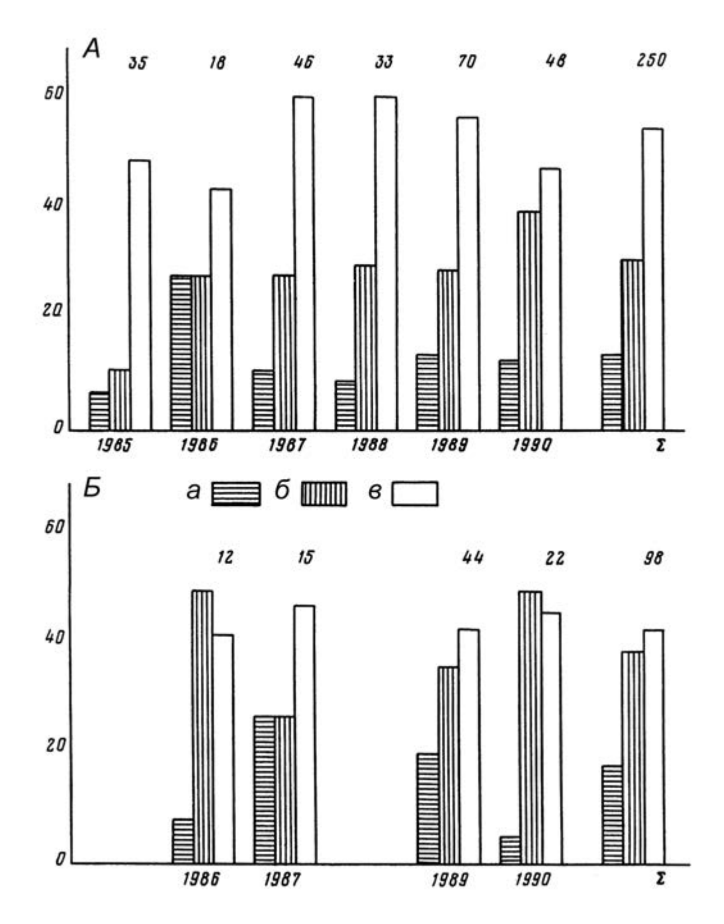


Рис. 6. Соотношение долей фенотипических классов среди самцов (*А*) и самок (*Б*) в разные годы и за все годы в целом (крайние гистограммы справа): *а* – «*hispanica*», *б* – «*pleschanka*», *в* – «гибриды». Цифры – общее количество наблюдавшихся особей. Данные по самкам за 1985 и 1988 гг. фрагментарны и поэтому не приведены. По осям ординат – доля фенотипических классов (%).

верно отличается от теоретически ожидаемого распределения, основанного на допущении о случайном по отношению к фенотипу выборе брачного партнера ($ч^2$ =3.1; $p > 0.05$).

Мы проанализировали также те немногие случаи, когда удалось наблюдать последовательное (в разные годы) гнездование одних и тех же самок в парах с разными самцами. Всего за 5 лет наблюдений мы располагаем данными по гнездованию в два разных сезона 18 самок. Из них шесть при повторной их регистрации (в следующем сезоне) размножались в паре со своим прежним самцом. Остальные 12 сменили партнеров, причем в большинстве случаев новый партнер имел фенотип, отличный от фенотипа предыдущего самца данной самки. Эти сведения обобщены в табл. 4. Статистический анализ показывает, что характер смены половых партнеров самками определяется преимущественно вероятностью встречи самца того или иного фенотипа. Таким образом, и в случае смены партнеров самкой не прослеживается тенденции к активному выбору полового партнера с каким-либо определенным фенотипом.

Репродуктивный успех пар разного фенотипического состава. Мы оценивали репродуктивный успех пары по количеству в ее гнезде птенцов (старше 3-дневного возра-

Таблица 3. Фенотипический состав пар в популяции Гобустана*

Фенотипы самок	Фенотипы самцов			
	«*pleshanka*»	«*hispanika*»	«гибриды»	Всего пар
«*pleshanka*»	12 (13)	6 (5)	15 (15)	33
«*hispanika*»	9 (6)	0 (2)	6 (7)	15
«гибриды»	12 (14)	7 (6)	17 (16)	36
Всего пар	33	13	38	84

* В скобках – теоретически ожидаемые частоты $ч^2$ =3,07; *f* = 8; р >0,05 – различия недостоверны.

Таблица 4. Случаи смены полового партнера самками

Фенотип 1-го самца	Фенотип 2-го самца*									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	*F***
1. «*pleshanka*»	2	–	–	1	–	1	–	–	–	0.312
2. «*hispanica stapazina*»	1	–	–	1	1	–	–	1	–	0.112
3. «*hispanica aurita*»	1	–	–	–	–	–	–	–	–	0.032
4. «белоспинная плешанка»	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.164
5. «*transfuga*»	1	–	–	1	–	–	–	–	–	0.112
6. «черноголовая *gaddi*»	–	1	–	–	–	–	–	–	–	0.104
7. «пестроспинные самцы»	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.076
8. «*gaddi*»	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.060
9. «черногорлая *libica*»	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.028

* Нумерация соответствует нумерации фенотипа 1-го самца. ***F* – вероятность встречи самца данного фенотипа (по суммарным данным за весь период работы; *n* = 250). Различия между эмпирическими и теоретически ожидаемыми частотами фенотипов вторых самцов при допущении об их случайном выборе из популяции недостоверны (*p* >0,05). Прочерк обозначает, что такие варианты скрещиваний не наблюдались.

Таблица 5. Репродуктивный успех популяции в разные годы*

Годы	Количество птенцов в гнезде							
	1	2	3	4	5	6	*n*	$X \pm S_X$
1986–1988	–	–	2	4	3	5	15	4.8±0.3
1989	1	–	4	13	15	7	40	4.6±0.2
1990	1	1	–	7	1	7	17	4.6±0.4
Всего	2	1	6	24	19	19	71	4.6±0.1

* Число гнезд с данным количеством птенцов.

ста). Данные по поздним кладкам (вылупление птенцов в которых происходило позже 31 мая) не рассматривались[2].

Поскольку репродуктивный успех для популяции в целом не различается в разные годы (табл. 5), мы объединили все полученные данные в единую выборку. Ус-

[2] Такие кладки могут быть повторными, а повторные кладки, как известно, часто содержат меньшее число яиц (и, соответственно, птенцов). Уменьшение количества птенцов в гнезде по ходу сезона размножения описано в нашем случае следующим уравнением регрессии (составлено по данным за 1989 г.): $y = -0.052x + 4.98$, $r = 0,41$, $n = 44$, $p < 0.01$, где *y* – количество птенцов в гнезде, *x* – число дней от первой даты вылупления в поселении.

Таблица 6. Число пар разного фенотипического состава с данным количеством птенцов в гнезде

Состав пар		Количество птенцов в гнезде					
самец	самка	1	2	3	4	5	6
«*pleshanka*»	«*pleshanka*»		1	–	1	2	5
	«*hispanica*»	–	–	1	1	2	1
	«гибрид»	–	–	2	3	2	3
«*hispanica*»	«*pleshanka*»	–	–	1	2	1	2
	«*hispanica*»			Нет данных			
	«гибрид»	–	–	–	1	1	2
«гибрид»	«*pleshanka*»	–	–	1	5	4	4
	«*hispanica*»	–	–	–	1	1	–
	«гибрид»	2	–	3	8	4	2
Всего пар	–	2	1	8	22	17	19

Примечание. Влияние фенотипического состава пары на успех размножения недостоверно. (Двухфакторный дисперсионный анализ, p>0,05).

Таблица 7. Среднее количество птенцов в гнездах птиц разных фенотипов

Самка	Самец			В среднем
	«*pleshanka*»	«*hispanica*»	«гибриды»	
«*pleshanka*»	5.1±0.5 (9)	4.7±0.5 (6)	4.8±0.6 (14)	4.9±0.2 (29)
«*hispanica*»	4.6±0.5 (5)	Нет данных	4.5±0.5 (2)	4.6±0.4 (7)
«гибриды»	4.6±0.4 (10)	5.3±0.5 (4)	4.1±0.3 (17)	4.4±0.2 (31)
Σ*	4.8±0.2 (26)	4.9±0.3 (10)	4.4±0.2 (35)	4.6±0.1 (71)

* Для четырех гнезд был известен только фенотип самца, данные по ним были включены в выборку при подсчете этой строки.

пех размножения у пар, включающих в себя птиц с разными фенотипами (табл. 6, 7), анализировали в сравнительном плане с применением двухфакторного дисперсионного анализа. Оказалось, что ни фенотип самца, ни фенотип самки, ни взаимодействие этих факторов не оказывают значимого влияния на репродуктивный успех пары (табл. 6).

Необходимо подчеркнуть, что наблюдается тенденция к некоторому уменьшению репродуктивного успеха у птиц, помещенных нами в фенотипический класс «гибридов», особенно, если такие птицы формируют пары «гибрид» х «гибрид» (табл. 7). Средняя величина кладки в гнездах самок с «гибридными» фенотипами (участвующими во всех типах скрещиваний) несколько меньше, чем у самок с фенотипами исходных родительских форм (табл. 8), но эти различия недостоверны (t = 1.48, f = 28, p > 0..05). Заметна также тенденция к увеличению среднего числа неполноценных и неразвившихся яиц в гнездах «гибридных» самцов (табл. 8), но и в этом случае различия статистически недостоверны (t = 1.4, f =60, p>0.05).

Анализ имеющихся данных позволяет отрицательно ответить на оба вопроса, поставленные в преамбуле. Мы видим, что, во-первых, в изученной нами смешанной популяции двух видов каменок полностью отсутствует тенденция к ассортативному скрещиванию, так что формирование пар между выделяемыми нами фенотипическими группами – «плешанка», «испанская каменка», «гибриды» – осуществляется случайным об-

Таблица 8. Величина кладки и количество неразвившихся яиц в гнездах разных фенотипов

Фенотип	Средний размер кладки		Среднее число неразвившихся яиц в гнезде	
	самцы*	самки	самцы*	самки
«*pleshanka*»	5.2±0.3 (13)	5.4±0.2 (17)	0.31±0.11 (26)	0.34±0.13 (29)
«*hispanica*»	5.6±0.4 (5)	5.5±0.5 (4)	0.20±0.13 (10)	0.40±0.13 (10)
Объединенная выборка «*pleshanka*»+ «*hispanica*»	5.3±0.2 (18)	5.4±0.2 (21)	0.28±0.09 (36)	0.36±0.10 (39)
«гибриды»	5.1±0.3 (20)	4.8±0.4 (13)	0.50±0.13 (36)	0.41±0.13 (29)

* Для четырех гнезд были известны только фенотипы самцов.

разом. Во-вторых, ни один из многочисленных вариантов скрещиваний не дает существенного выигрыша или потерь в плане репродуктивного успеха. Вполне очевидно, что при таком положении вещей гипотеза совершенствования изолирующих механизмов в зоне вторичного контакта не находит для себя поддержки. Наиболее вероятно, что после установления вторичного контакта испанской каменки и плешанки в Прикаспии, напротив, происходил процесс увеличения уровня гибридизации между ними. Не исключено, что процесс локального слияния этих видов, представители которых резко разнятся не только по оптическим (различия в окраске), но и по акустическим сигналам (Грабовский, Панов, 1992), прогрессирует и в настоящее время.

Вопреки традиционной точке зрения, предсказывающей всевозможные нарушения нормы в случае широкой гибридизации между существенно дивергировавшими формами ранга полувидов-видов, изученная нами популяция отличается высокой численностью и плотностью и выглядит процветающей. Средний репродуктивный успех на стадии выкармливания птенцов составляет здесь 4.6±0.1 птенца на гнездо *(n* = 71), в то время как, например, в чистой популяции *O. pleschanka* в западном Забайкалье среднее число птенцов на стадии вылупления равно 4.8, а на стадии вылета из гнезда – 4.4 (*n* = 17) (Хертуев, 1990).

Следует заметить, что прогноз на полное перемешивание генофондов родительских видов в исследованной популяции мог бы осуществиться в обозримое будущее время лишь в том случае, если бы данная популяция была замкнутой. В действительности, дело, по-видимому, обстоит иначе. Ежегодно мы обнаруживали в популяции Гобустана новых птиц, среди которых присутствовали не только особи-первогодки (легко выделяемые среди самцов), но и не помеченные нами (и, таким образом, скорее всего, пришлые) особи старше 1 года. Среди самцов соотношение особей, уже гнездившихся здесь ранее, немеченых птиц старше 1 года и первогодков составило в среднем за весь период наблюдений 57 : 15 : 28. Вместе с тем, из помеченных нами в гнездах 120 птенцов ни один не был найден на гнездовании в данной популяции в последующие годы. Это заставляет предположить, что имеет место существенный обмен особями между изученной нами популяцией и другими популяциями, среди которых могут быть не только гибридные, но и более удаленные пространственно чистые популяции родительских видов.

Если последнее предположение верно, то изученная популяция Гобустана должна регулярно пополняться генотипически чистыми особями одного или обоих родительских видов, а в аллопатрические их популяции реальна экспансия особей гибридного

происхождения, что неизбежно должно вести к расширению гибридной зоны. К сожалению, о скорости и динамике этих процессов нам в настоящее время ничего не известно.

Литература

Грабовский В.И., Панов Е.Н. 1992. Структура песен плешанки *Oenanthe pleschanka* и испанской каменки *O. hispanica* в зоне их гибридизации и в аллопатрических частях их ареалов. Зоол. ж. 71(4): 75-84.

Лоскот В.М. 1983. Биология восточной черно-пегой каменки *Oenanthe hispanica melanoleuca* (Gould.) в СССР. Тр. Зоол. ин-та АН СССР 116: 79-107.

Лоскот В.М. 1986. Фенотипический состав популяций в зонах вторичного контакта чернопегой каменки и плешанки. С. 17-33 в: Актуальные проблемы орнитологии. М.: Наука.

Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.

Панов Е.Н. 1986. Новые данные по гибридизации плешанки (*Oenanthe pleschanka*) и испанской каменки (*O. hispanica*). Зоол. ж. 65(11): 1675-1683.

Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.

Хертуев В.Н. 1990. Сравнительная экология каменок в Западном Забайкалье. Автореф. канд. дисс. М. 16 с.

Ash J.S., Rooke K.B. 1956. Female pied wheatear: the problem of identification. British Birds 49: 317-322.

Clement P., Harris A. 1987. Field identification of West Palearctic wheatears. British Birds, 80: 137-157, 187-238.

Haffer J. 1977. Secondary contact zones of birds in northern Iran. Bonn. Zool. Monogr. 10: 1-64.

Sluys K, Berg M. 1982. On the species status of the Cyprus pied wheatear *Oenanthe cypriaca.* Ornis Scand. 13: 123-128.

18. Колониальное гнездование у птиц: общий обзор[1]

Термин «колония» используется в очень широком смысле, в приложении к репродуктивным (а нередко – и к нерепродуктивным) группировкам самого различного характера. В определениях колониальности, которые никогда не бывают (и вероятно не могут быть) достаточно строгими, подчеркивается компактный характер объединения особей или семейных групп. Не менее, а может быть, и более важным критерием колониальности является существование четких пространственных хиатусов между соседними группировками, размещенными в достаточно гомогенном местообитании. Это значит, что участки местности, заселенные с высокой плотностью, обладают для прочих конспецифических особей несомненно большей привлекательностью, чем точно такие же соседние угодья, которые в силу чисто случайных причин не привлекли первых поселенцев. Отсюда – преобладание центростремительных тенденций над центробежными, трудность эмиграции ради основания колонии в незанятом месте, избыток неразмножающихся претендентов в окрестностях уже существующих колоний и традиционность размещения последних в пространстве. Разумеется, этот набор сущностных характеристик колониальности в полной мере отвечает лишь наиболее специализированным случаям, однако отдельные его элементы (в разных сочетаниях) могут быть обнаружены при рассмотрении любой системы «колониальности».

Возвращаясь к критерию компактности поселения, следует отметить высокую вариабельность параметра плотности – как у разных (даже таксономически близких) видов, так и в пределах одного вида и одной локальной популяции. Существование «плотных» и «разреженных» колоний не дает возможности даже самых приблизительных количественных оценок критерия «колониальности», пригодного и практически полезного для любого случая. Таким образом, относя данный вид или данную популяцию к числу «колониальных», исследователь обычно руководствуется скорее интуицией с неосознанным привлечением своих представлений о тех видах, которые заведомо не являются колониальными.

Рассредоточение особей (семейных групп) внутри колонии может регулироваться или механизмами территориальности (разреженные колонии), или на основе сохранения индивидуальной дистанции (компактные колонии), или с использованием обоих этих принципов, разделение которых подчас достаточно условно.

Основные типы колониальности

Беря за основу особенности элементарных ячеек, слагающих колониальное поселение, можно выделить следующие структурные типы колоний, которые у птиц представляют собой сезонные прерывисто преемственные группировки (Панов, 1975):

А. Скопления репродуктивных самок: вороньи дрозды рода *Cassidix*, кассики родов *Cacicus*, *Gimnostinops*, *Zarhynus* и др. из семейства Icteridae. Охраняемая зона ограничена ближайшими окрестностями гнезда и не используется для сбора пищи. Пары не образуются, самцы держатся по периферии колонии (Bent, 1958; Drury, 1962; Feekees, 1981).

Б. Скопления размножающихся моногамных пар. Ситуация, наиболее характерная для птиц. Охраняется только гнездо (например, пестроносая крачка *Thalasseus sandvicensis* (Veen, 1977) или обширная кормовая территория вокруг гнезда (например, южный поморник *Catharacta maccormicki*) (Белопольский, 1975; Trillmich, 1978).

---

[1] В сб. Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. Куйбышев. 1983. С. 3-37.

В. Скопления полигинических семейных групп («гаремов»). Многие виды из семейства Icteridae и Ploceidae. Оба типа пространственных отношений, как в случае Б (Bent, 1958; Crook, 1964).

Интересно то обстоятельство, что некоторые из выделенных здесь вариантов приурочены только к определенным таксономическим группам. Лишь немногим семействам соответствует несколько вариантов колониальности (например, варианты А, Б и В известны в семействе американских иволог Icteridae). Это наводит на мысль, что колониальность часто является не столько частным признаком вида, сколько общим свойством обширной таксономической группы, выступающей в качестве особой, в каком-то смысле уникальной «жизненной формы».

Неравномерность распределения «колониальных» видов внутри класса птиц

По данным Дж. Крука (Crook, 1965), колониальные виды известны в 27 из 141 семейства птиц (около 19%), по нашим подсчетам – в 47 из 171 семейства (около 28%). Расхождения связаны, вероятно, с неоднозначностью объема семейств в разных системах и, в меньшей степени, с известной условностью отнесения того или иного вида к категории «колониальных» или «неколониальных». Важно другое: колониальное гнездование абсолютно несвойственно примерно 3/4 семейств и более чем половине (около 60%) отрядов птиц.

Из 47 семейств, в которых известны колониальные виды, 28 (около 60%) относятся всего к 5 отрядам (15% от общего их количества в классе птиц). Это отряды пингвинов и трубконосых, находящиеся в несомненном родстве, а также веслоногих, аистообразных и ржанкообразных. В первых четырех отрядах колониальные виды абсолютно доминируют, составляя в каждом из них от 85 до 100%. Так, из 18 видов пингвинов лишь двум (*Megadyptes antipodes*, *Spheniscus humboldti*) не свойственны крупные и плотные колонии, и у одного (*S. mendiculus*) возможно гнездование одиночными парами (Stonehouse, 1975). В отряде ржанкообразных колониальные виды преобладают в подотряде Laro-Limicolae (сем. Glareolidae, Dromadidae, Stercorariidae, Laridae, Alcidae) и отсутствуют или редки в подотрядах Jacanae и Limicolae (Юдин, 1965).

В огромном отряде воробьинообразных, включающем в себя около 57% всех рецентных видов птиц и около 42% семейств, колониальные виды птиц найдены лишь в 11 семействах (15%) из 72. В этом отряде колониальность свойственна не более 6% видов, из которых больше половины принадлежит всего лишь двум (возможно родственным друг другу) семействам: ткачиковым Ploceidae и американским иволгам.

Лэк Д. (Lack, 1967) подчеркивает, что колониальное гнездование свойственно преимущественно морским птицам, среди которых этот тип организации характерен для 93% видов, тогда как у птиц в целом – лишь для 13% видов. Аргументация автора направлена на доказательство адаптивной ценности колониального гнездования у морских птиц (локальное изобилие пищи, безопасность от хищников). Однако не менее интересен вопрос, почему колониальность все же достаточно широко и при этом весьма неравномерно распределена среди наземных птиц с самой разнообразной экологией.

Об экологических коррелятах колониальности

Среди птиц колониальность известна у видов самого разного экологического облика. Если говорить о типах питания, то даже в пределах достаточно компактной таксономической группы наблюдается заметное разнообразие по этому признаку. Так, в надсемействе Lari (Charadriformes, Laro-Limicolae) поморники всеядны, чайки – ихтиофаги,

нередко со склонностью к всеядности, среди крачек известны целые группы насекомоядных видов (болотные крачки рода *Chlidonias*). Последние, в отличие от многих других чайковых, – виды внутренних пресных водоемов, гнездящиеся на плавучей растительности, подобно поганкам Podicipediformes (которым колониальность в строгом смысле не свойственна).

Колониальность характерна для многих растительноядных видов – например среди ткачиковых Ploceidae. В этой группе колониальные виды обычны в открытых ландшафтах и редки в лесных (Crook, 1964). Однако среди саванных видов немало и неколониальных. Здесь возможны все типы колониальности – от весьма разреженных до чрезвычайно плотных поселений (Collias, Collias, 1964). Многие колониальные ткачиковые насекомоядны в гнездовой период.

Среди американских иволог часть колониальных видов насекомоядны, другие – преимущественно фруктоядны. Первые населяют саванны и заболоченные ландшафты, вторые приурочены к лесным местообитаниям (Orians, 1972). Особую группу колониальных видов составляют норники. Часть из них (подобно стрижам Apodidae, некоторым голубям и скворцам, ткачиковым рода *Passer*) гнездятся в естественных нишах, концентрируясь в компактные поселения даже при избытке убежищ. Другие роют норы в мягком грунте. Сюда относятся три вида пингвинов из рода *Spheniscus* и один из рода *Eupyptula*, многие трубконосые, чистиковые, щурки и зимородки из ракшеобразных, некоторые ласточки. Колониальное гнездование изредка встречается у дятлов (например, у *Colaptes rupicula*) (Van Tyne, Berger, 1976). Легко видеть, что среди перечисленных групп представлены весьма различные трофические типы: хищники-миофаги, ихтиофаги, генерализованные и специализированные энтомофаги и виды с растительной и смешанной диетой. Наряду с дневными формами колониально гнездятся и некоторые ночные и, к тому же, фруктоядные виды (гуахаро *Steatornis caripensis* из козодоев).

Совершенно уникальная ситуация описана для американской шелковистой мухоловки *Phainopepla nitens* (Ptilogonatidae, Passeres). Этот вид гнездится дважды в году – один раз в полуаридной лесной зоне Калифорнии, а затем, после осенней миграции, – южнее, в пустыне Колорадо. В лесных местообитаниях пары формируют рыхлые полуколонии, а в пустынной части ареала гнездятся рассредоточено, удерживая изолированные территории (Walsberg, 1978).

Трудно рассчитывать на возможность выявления простых и однозначных экологических коррелятов колониальности у птиц. Вероятно, это проблема более сложна, чем может показаться на первый взгляд.

Величина и топографическая структура колоний

До сих пор мы использовали термин «колония» в самом общем, чисто интуитивном смысле. Между тем, такого рода группировки почти никогда не являются внутренне однородными, а внутри каждой из них можно выделить более мелкие подразделения, формирующие некую иерархию структурно-топографических единиц. Комплекс нескольких крупных компактных группировок (колоний в собственном смысле слова), находящихся в сфере взаимной видимости и связанных функционально (см. ниже), удобно называть поселением. Несколько поселений слагают локальную популяцию, которая естественно отграничена от других таких же популяций в том случае, если каждая из них привязана к участкам местности «островного» характера (пещера, остров, куртина лесной растительности среди открытого ландшафта и т.д.). Что касается собственно колонии, то она, как правило, распадается на несколько более мелких группировок – субколоний первого порядка. Последние могут состоять из субколоний второго, третьего и т.д. порядков. Минимальной единицей будет тесная группа из нескольких осо-

бей или семей, внутри которой и осуществляется основная доля персонализированных взаимодействий.

Наиболее естественно в этом ряду разграничиваются, вероятно, уровни локальной популяции, поселения, колонии и субколонии, хотя во многих случаях отнесение данной группировки к тому или иному типу оказывается в значительной степени субъективным. Однако необходимость подобной информации очевидна, ибо только на ее основе возможны сопоставления данных разных авторов, полученные для одного вида в разных условиях или же для разных видов. Эти сопоставления необходимы для выяснения вопросов о видоспецифичности того или иного типа колониальности и для обсуждения темы дивергенции колониальных систем.

Если границы колонии (в меньшей степени – субколонии) обычно очерчиваются достаточно однозначно, а границами локальной популяции являются естественные абиотические рубежи, то для выявления границ поселения необходимы критерии функциональной связи. Так, например, поселение черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* может состоять из главной, наиболее крупной и плотной центральной колонии и нескольких периферических сателлитных колоний. Последние ориентированы на главную колонию, находящуюся в сфере их видимости. Это значит, прежде всего, что сателлитная колония резистентна и к таким влияниям извне (например, к интенсивному воздействию хищников или наблюдателя), которые неизбежно привели бы к распаду и гибели колонии такой же величины, находящейся в визуальной и акустической изоляции от другой, достаточно крупной колонии.

Социальная стимуляция, обязанная близости главной колонии, обеспечивает более плотное насиживание в сателлитной колонии и более прочную привязанность ее членов к выбранному для гнездования месту. Систематическое посещение посторонним (наблюдателем или хищником) небольшой сателлитной колонии даже на ранних стадиях насиживания сравнительно безопасно для нее, в то время как даже однократное посещение изолированной колонии такой же (небольшой) величины может привести к тому, что птицы бросают кладки, находящиеся на сравнительно поздних стадиях насиживания. Кроме того, после вылупления птенцов в сателлитной колонии выводки обычно направляются в главную колонию. Здесь формируются ясли, в которых объединяются семьи из многих, дотоле пространственно разграниченных колоний данного поселения (Панов и др., 1980; Панов, Зыкова, 1982).

Число особей в поселении и в колонии (не говоря уже о локальной популяции) не является, по-видимому, видоспецифическим признаком – в том смысле, что невозможно предсказать верхний предел численности. Так, поселения пестроносой крачки на о-ве Большой Осушной (Красноводский залив Каспийского моря) в период между 1972 и 1981 гг. включали в себя от 700 до 2400 пар (Гаузер, личное сообщение). Что касается субколоний, то здесь при очень большом разбросе наблюдается преобладание группировок численностью от 11 до 50 пар (Гаузер, 1981*б*).

Неравномерность распределения особей внутри колонии обязана своеобразию динамики их формирования. Пригодный для размножения участок начинает заселяться из нескольких удаленных друг от друга точек («эпицентров»). Дальнейшее заселение сначала оптимальных, а затем субоптимальных местообитаний идет центростремительно от эпицентров: или во все стороны или в каком-либо одном направлении. Таким образом, эпицентр не всегда является геометрическим центром будущей группировки (данные по серебристой чайке[2] – Burger, Shisler, 1980; по озерной чайке *Larus ridibundus* – Харитонов, 1981). Если растущие таким путем объединения смыкаются, они образуют

[2] Форма позже выделена в самостоятельный вид *Larus smithsonianus* (Liebers-Helbig et al., 2010 http://www.gull-research.org/papers/gullpapers1/2010-Herring%20Gulls-Springer%20Verlag.pdf).

единую колонию; в противном случае последняя оказывается подразделенной на пространственно разграниченные субколонии (называемые иногда «микроколониями»). При невысокой численности гнездящихся чаек (хохотунья *L. cachinnans* на островах в каспийском устье пролива Кара-Богаз-Гол) роль эпицентра для формирования субколонии может выполнять гнездящаяся группировка черноголовых хохотунов (наши данные). Она оказывает примерно такое же влияние на поведение гнездящихся вокруг хохотуний, как главная колония на периферические, сателлитные (см. выше).

Описанная картина формирования репродуктивных группировок у чайковых с большими или меньшими изменениями прослеживается и у других колониальных видов птиц, в частности – у пингвинов (Oelke, 1975).

Элементарной структурной ячейкой внутри колонии и субколонии является группировка из нескольких особей (пар, семей, гаремных групп), центры активности которых локализованы на минимальном расстоянии друг от друга. В колониях наземногнездящихся птиц такими центрами активности служат гнезда, и именно средние расстояния до ближайшего соседа в этих элементарных группировках дают основу для вычисления среднего минимального расстояния между гнездами по колонии в целом. Последняя величина подвержена значительной внутривидовой и внутрипопуляционной изменчивости. Так, на одном из островов в заливе Кара-Богаз-Гол средние минимальные расстояния в разных колониях черноголового хохотуна колебались от 44 до 319 см. Таким образом, максимальная величина превышает минимальную примерно в 7 раз (Панов, Зыкова, 1982). У пингвина Адели (*Pygoscellis adeliae*) подобные различия не столь велики (78 и 108 см соответственно), причем, в некоторых случаях средние минимальные расстояния достоверно больше в центральных, нежели в периферических субколониях (Oelke, 1975) – явление, прямо противоположное тому, что имеет место у многих чайковых, у которых гнезда в геометрическом центре колонии или поселения подчас расположены более тесно, чем на периферии.

Эти различия могут быть связаны с известной условностью дихотомии «центр-периферия», поскольку, как уже говорилось, геометрический центр колонии далеко не всегда совпадает с ее функционально хронологическим центром. У серебристой чайки *L. smithsonianus* в начальные периоды занятия территорий пары стремятся поселиться в уже заселенных с достаточной плотностью зонах эпицентров, и в результате рассредоточение гнезд оказывается здесь минимальным. В дальнейшем птицы начинают осваивать менее предпочитаемые участки острова, где плотность расположения гнезд и в дальнейшем остается сравнительно низкой. Отсюда большая плотность в функциональном центре (эпицентре) колонии по сравнению с другими зонами, центральными в геометрическом смысле – Burger, Shisler, 1980). У серебристой чайки могут существовать чисто индивидуальные предпочтения в выборе или густо заселенных конспецифическими особями зон, или же, наоборот – участков, удаленных от прочих пар своего вида. Это согласуется с известными фактами одиночного гнездования серебристой чайки. Именно такие пары, одиночно загнездившиеся в еще неосвоенных популяцией местах, в дальнейшем могут послужить основой для новых колоний (Drost et.al., 1961; см. также Bergman, 1980 об основании колоний одиночными парами у крачек р. *Sterna*).

В более общей перспективе можно сказать, что для серебристой чайки максимально привлекательны лишь такие места, где плотность гнездящихся конспецифических пар составляет от 2 до 10 на 100 м^2 (Duncan, 1978). Такая плотность совершенно недостаточна, чтобы стимулировать заселение местности у ряда облигатно-колониальных видов, гнездование которых одиночными парами – случай исключительно редкий или вообще невозможный (Зубакин, 1976). Таковы, в частности, пестроносые крачки, у которых колония заселяется не отдельными парами поочередно, а одновременно крупной стаей, внутри которой еще до момента освоения гнездового биотопа индивидуальные

дистанции между особями весьма малы и сопоставимы с расстояниями между гнездами внутри колонии. У этого вида средне-минимальные межгнездовые дистанции составляют 5–41 см с модой около 13–15 см (Гаузер, 1980а). Экспериментально показано, что пестроносые крачки в традиционных местах локализации их колоний в первую очередь заселяют промежутки между чучелами особей своего вида, расставленные исследователем с интервалом порядка 0,2–1,0 м, а уже затем селятся по периферии зоны, занятой чучелами (Veen, 1977).

Все сказанное свидетельствует о том, что при всей изменчивости внутривидового модуса рассредоточения особей внутри колонии, тем не менее, существуют несомненные межвидовые различия по этому признаку. Это относится практически ко всем группам животных, в отношении которых можно говорить о колониальном способе существования и/или размножения. Пожалуй, наиболее яркую картину разнообразия типов колониальности мы находим в классе птиц. Здесь можно, прежде всего, выделить крупные таксоны, отличающиеся по общей склонности входящих в них видов к образованию весьма плотных или же сравнительно разреженных колоний. Так, облигатная колониальность с незначительным рассредоточением особей по принципу индивидуальной дистанции более характерна для веслоногих (сем. Бакланов Phalacrocoracidae, пеликанов Pelecanidae, олуш Sulidae), чем для гусеобразных, у которых каждая пара внутри колонии удерживает небольшую собственную территорию.

Соответственно, и количество колониальных видов среди веслоногих много больше, чем среди гусеобразных. Вместе с тем, в пределах таксонов более низкого ранга (семейство, род) подчас наблюдаются все градации от рыхлых полуколоний с плохо очерченными границами до предельно компактных группировок с чрезвычайно высокой плотностью. Множество примеров такого рода можно найти в сем. Laridae, Alcidae, Ploceidae, Icteridae. У белой олуши (*Sula dactylatra*) плотность гнездования колеблется от 1 до 25 пар на 100 м^2, а у северной олуши (*S. bassana*) она нередко достигает 230 пар на ту же площадь (Nelson, 1967). У трех видов пингвинов р. *Pygoscelis* средние минимальные расстояния между гнездами равны 103.4 см (*P. papua*), 86.4 см (*P. antarctica*) и 77.3 см (*P. adeliae*) (Мьller-Schwarze, Мьller-Schwarze, 1975).

В колониях некоторых видов американских иволог и ткачиковых (африканские Plocepasserinae, палеарктические воробьи *Passer indicus, P. hispaniolensis*) обычны локальные скопления соприкасающихся друг с другом гнезд (Collias, Collias, 1977; Feekes, 1981; Иваницкий, 1981). Как полагают Н. Коллиас и Е. Коллиас, именно такого рода конгломераты гнезд послужили в эволюции основой для развития особого типа колониальности, при котором несколько пар или гаремных групп гнездятся в выстроенном общими силами «составном» (compound) гнезде. Среди ткачиковых такие гнезда описаны у полигинического буйволового ткачика *Bubalornis albirostris* (подсемейство Bubalornitidae) и у моногамного общественного ткачика *Philetarus socius* (подсемейство Plocepasserinae).

Функционально каждая подобная постройка, объединяющая до четырех гнезд у первого вида и до 125 у второго (Collias, Collias, 1964), соответствует субколонии у наземногнездящихся видов птиц. Колония, занимающая одно дерево, может включать в себя с полдюжины составных гнезд у общественного и до 20 – у буйволового ткачика. В других группах птиц «составные» гнезда известны у единственного вида из монотипического семейства Dulidae, близкого свиристелям (*Dulus dominicus*, эндемик островов Гаити и Гонав).

Чисто внешнее сходство подобных объединений с общинами социальных насекомых может оказаться и более глубоким, если удастся установить, что особи, сооружающие составное гнездо, находятся в близком родстве. Последнее не исключено – есть указание, что у *Plocepasser mahali* (родственного общественному ткачику) все члены

колонии принадлежат одной семейной группе. Даже при обилии гнезд в колонии лишь в одном из них насиживает единственная размножающаяся самка. За исключением взрослого самца, все прочие члены группировки – это неразмножающиеся помощники, которые принимают участие в гнездостроении и в выкармливании птенцов размножающейся пары (Collias, Collias, 1980).

Поведенческие механизмы, регулирующие численность и распределение особей в колонии

Учитывая огромное разнообразие колониальных систем, трудно дать в кратком очерке исчерпывающий обзор этологических аспектов их организации и регуляции. Остановимся лишь на некоторых наиболее общих и принципиальных моментах.

Колониальные поселения многих видов – это преемственные группировки, связь которых с местностью основывается на длительной традиции. Многолетнее существование группировки, ежегодно самовоспроизводящейся, неизбежно приводит к увеличению численности ее членов (см. например, Jouventin, Guillotin, 1979; Shreiber et.al., 1979). Перманентная связь с местом рождения у оседлых видов и ярко выраженная филопатрия особей одного или обоих полов у видов с сезонными миграциями – все это приводит к высокой концентрации потенциальных производителей в традиционных местах, в пределах которых площадь пригодных для размножения участков обладает конечной величиной.

Скопление особей, уже размножавшихся или родившихся в данном поселении, привлекает сюда и какую-то долю мигрантов. Этот эффект, вероятно, выражен тем сильнее, чем выше численность старожилов. Таким образом, чем крупнее и успешнее поселение, тем в большей степени иммиграция преобладает над эмиграцией. Все это ведет к острой конкуренции из-за пространства и подчас – к снижению репродуктивного потенциала в результате перенаселения.

Существует три допустимые решения проблемы психологического или реального дефицита пространства. Если местообитание, в котором локализовано традиционное поселение, достаточно однородно и превышает само поселение по площади, возможен его центростремительный рост (правда, лишь до тех пор, пока местообитание не будет занято полностью). Если площадь пригодного местообитания изначально невелика, определенная доля особей будет автоматически устраняться из сферы размножения, причем эта доля должна прогрессивно увеличиваться с течением времени. В этом случае несомненное преимущество получают особи-старожилы, постоянно остающиеся в пределах поселения (у оседлых видов) или первыми занимающие индивидуальные участки в начале репродуктивного сезона (у мигрирующих видов это, в норме, особи старших возрастных групп). И, наконец, третий вариант – выселение аутсайдеров в новое место и образование ими новых локальных популяций. Сравнительно малое число документированных случаев такого рода (на фоне высокой устойчивости многих традиционных гнездовых группировок) – признак того, что этот путь (разрыва связей с традиционными поселениями) оказывается наиболее трудным. Неудивительно, что основателями новых колониальных поселений бывают, как правило, молодые особи, которые в своем родном поселении не могут претендовать на что-либо большее, чем на роль аутсайдеров.

Первый из названных трех вариантов вполне приемлем для тех видов, у которых отсутствует территориальное поведение. Таковы, в частности, такие облигатно-колониальные виды чайковых, как пестроносая крачка, морской голубок *Larus genei* и черноголовый хохотун. У этих видов индивидуальные дистанции одинаково малы как в нерепродуктивных агрегациях (стаи), так и в гнездовых группировках. Поэтому даже в

весьма ограниченном по площади местообитании может с очень высокой плотностью гнездиться чрезвычайно большое число пар. Так, на острове Большой Осушной (Красноводский залив Каспийского моря) на площади порядка 10 га в 1981 г. гнездилось около 20 тыс. пар *Th. sandvicensis*, причем значительная часть пригодного пространства, как в виде лакун между отдельными колониями, так и вокруг поселения, оставалась незанятой (неопубл. данные М.Е. Гаузер). К этой же категории видов относятся некоторые чистиковые и веслоногие. У видов с подобным типом организации репродуктивных группировок единственным препятствием для особей, стремящихся войти в состав уже сложившегося объединения, может служить психологический дискомфорт вынужденного периферийного положения. Упоминавшиеся уже эксперименты Дж. Вина (Veen, 1977) однозначно свидетельствуют о том, что особь стремится обосноваться в центре группы, хотя в дальнейшем это может отрицательно отразиться на ее репродуктивном успехе.

Второй, более радикальный способ преодоления дефицита пространства возможен лишь у видов с более или менее развитым территориальным поведением. При условии ограниченности пригодного местообитания даже очень небольшой охраняемый участок приобретает (при сравнении с ситуацией, описанной в предыдущем абзаце) значение супертерритории (Brown, 1979). Сегрегация потенциальных производителей на две группы (репродуктивных особей и аутсайдеров) средствами территориальности имеет место у ряда видов американских иволог (*Agelaius phoeniceus*, *Xanthocephalus xanthocephalus* и др.).

При подобном колониально-территориальном типе организации группировка размножающихся особей нередко оказывается центром притяжения для обширного контингента неразмножающихся потенциальных производителей. Способность таких особей к нормальной репродукции, в том случае, если им удастся занять освободившиеся участки, доказана экспериментальными отстрелами территориальных производителей (Orians, 1961*a*, Rutberg, Roher, 1980), а также прямыми наблюдениями и некоторыми косвенными данными. Например, в локальной популяции большого буревестника *Puffinus gravis* на острове Найтингейл (архипелг Тристан-да-Кунья), которая в некоторые годы насчитывала до 4 млн. взрослых особей, огромное число яиц (до 200-300 тыс.) оказываются отложенными не в гнезда в норах, а прямо на поверхности почвы. Эти не насиживаемые, брошенные яйца, по всей видимости, принадлежат особям, лишенным жизненного пространства в результате высокого популяционного давления (Rowen, 1965). Однако приверженность к своему родному острову (характерная для многих колониальных птиц, и для трубконосых, в частности), препятствует выселению излишка особей на соседние острова, которые заселены с гораздо меньшей плотностью.

Формы территориальности у колониальных видов могут быть весьма разнообразны, и бытующие представления о колонии как простом конгломерате соприкасающихся территорий оказываются поверхностными и упрощенными (Харитонов, 1981). Если у некоторых видов пространственно-территориальная структура сохраняется достаточно постоянной на протяжении репродуктивного сезона, то у многих других она чрезвычайно лабильна. Возможны амебообразные изменения границ индивидуальных участков, плавные или скачкообразные смещения последних, обязанные взаимному притяжению соседних пар, совместное использование широкой зоны перекрывания несколькими соседними семьями, между которыми устанавливаются своеобразные иерархические отношения и т.д. (Trillmich, 1978; Харитонов, 1981; наши данные по речной крачке *Sterna hirundo*).

В одном и том же поселении взаимоотношения соседей регулируются попеременно или на основе принципа индивидуальной дистанции, или средствами истинной тер-

риториальности, которая может принимать различные формы. Например, в поселениях южного поморника некоторые пары удерживают довольно крупные полифункциональные (гнездовые и кормовые) территории в колонии пингвинов Адели. Другие пары не обладают истинными территориями и охраняют лишь непосредственные окрестности своих гнезд. Кормиться они летают в те участки колонии пингвинов, которые не поделены между территориальными парами поморников (Trillmich, 1978).

Возможные функции колониальности

На основе широко распространенной тенденции неявно отождествлять категории «адаптация» и «функция» принято фиксировать внимание на следующих вероятных функциях колониальности.

1. Оптимизация питания за счет взаимного оповещения членов поселения о локальных местах временного изобилия корма.
2. Оптимизация защиты от хищников путем объединения усилий в отпугивании хищников.
3. Оптимизация размножения в результате массовой социальной стимуляции.
4. Оптимизация заботы о потомстве на почве кооперации взрослых членов поселения.

Не отрицая эвристической полезности данной позиции, необходимо отметить ряд ее слабых мест. Во-первых, понятие «оптимизация» – это оценочная категория, остающаяся стерильной в отсутствии сравнительного подхода. В данном случае таковой, как правило, отсутствует, ибо даже не ставится вопрос, по сравнению с какой иной системой колониальность оптимизирует перечисленные функции.

Если говорить о системе классической территориальности, то здесь кормовые, защитные и репродуктивные функции осуществляются иными способами и не менее эффективно. Во-первых, в условиях колониальности в сфере действия каждой из этих функций могут иметь место следствия явно дисфункционального характера: увеличение пищевой конкуренции между членами поселения; повышенная привлекательность большого скопления особей для хищников; рост агрессивности, которая будучи переадресована молодняку, приводит к его повышенной гибели; нарушение естественных связей между родителями и их потомством, приводящее к дезорганизации и к непроизводительным потерям в репродуктивной сфере; увеличение возможности трансмиссии паразитов и инфекционных заболеваний (Hoogland, Sherman, 1976; Панов и др., 1980).

Ниже мы рассмотрим четыре основные гипотезы, подчеркивающие адаптивную ценность колониальности, в свете некоторых фактов, одни из которых отвечают, а другие противоречат этим гипотезам.

Колония как информационный центр. Эта идея (Horn, 1968; Ward, Zahavi, 1973) получила эмпирические подтверждения в результате изучения большой голубой цапли (*Ardes heroides*), у которой нередко наблюдаются коллективные полеты из колонии в кормовые угодья (Krebs, 1974). Выводы Дж. Кребса нашли поддержку ряда других исследователей (Emlen, Demong, 1975; Davis, 1975), однако в целом гипотеза не получила всеобщего признания. Разногласия возникают даже у специалистов по одному и тому же виду. Если Девис (Davis, 1975) считает, что колония серебристых чаек (*L. argentatus*) функционирует как «кормовой» информационный центр, то радиопрослеживание особей этого вида (Morris, Black, 1980) показали, что каждая придерживается сугубо индивидуальных маршрутов при полете за пищей. Особи, которые в силу своих консервативных привычек постоянно кормились на очень большом расстоянии от колонии, не смогли успешно вырастить своих птенцов.

Вопреки мнению С. Имлена и Н. Димонг (Emlen, Demong, 1975) об оптимизации питания колониальных береговых ласточек (*Riparia riparia*) в результате группового кормления, Хугланд и Шерман (Hoogland, Sherman, 1976) показали, что для этого вида не характерны группировки на местах кормления, и, кроме того, что вес птенцов обратно коррелирует с размерами колонии. Не подтверждаются выводы Дж. Кребса и в последних исследованиях, проведенных на голубой цапле (Pratt, 1980) и на других видах птиц (Andersson, Gotmark, 1980; Feekes, 1981).

Гипотеза информационного центра неприложима к тем видам птиц, колонии которых представляют собой конгломераты полифункциональных территорий, выступающих, в частности, в качестве кормовых участков. У тех видов, особи которых кормятся за пределами колонии, пищедобывательное поведение совершенно не обязательно носит коллективный характер. Описаны случаи временных кормовых территорий в местах добывания пищи, причем такого рода территориальность влечет за собой снижение кормового успеха некоторых (в частности молодых) особей (Drury, Smith, 1968). Совместное кормление в стаях у речных крачек *Sterna hirundo* ведет к большому числу конфликтов, к тщетным попытками охраны индивидуального и кормового участка и к усилению клептопаразитических тенденций (наши данные; см. также Carrick, Murrey, 1964).

Колониальность как стратегия защиты от хищников. Действительно ли колониальность оптимизирует функцию защиты от хищников, а не просто выполняет ее одним из возможных, и при том не самым эффективным способом – это проблема далеко не решенная. Неоднократно отмечали, что колониальное поселение, особенно достаточно крупное, привлекает к себе потенциальных хищников – как наземных, так и пернатых (Белопольский, 1957; Williams, цит. по Lloyd, 1975; Mшller, 1978), которые при известных условиях находят здесь для себя идеальное поле деятельности (Nettleship, 1972; Nisbet, 1975; Plummer, 1977; Головина, 1978; личн. сообщ. В.В. Иваницкого о хищничестве длиннохвостого сорокопута *Lanius scach* в смешанной колонии воробьев *Passer indicus* и *P. hispaniolensis*). Доступность высококалорийных пищевых объектов (таких, в частности, как яйца и птенцы), сконцентрированных на ограниченной площади, приводит к временной или устойчивой пищевой специализации хищников, утилизирующих эти источники корма (см., например, Белопольский, 1957).

Пример локальной специализации – выкармливание выводка пустельги *Falco tintuculus* почти исключительно птенцами чаек и крачек (Veen, 1980). К числу устойчиво специализированных хищников относится южный поморник, значительная часть популяции которого существует в репродуктивный сезон всецело за счет колоний пингвина Адели (Oelke, 1975; Trillmich, 1978).

Противодействие интенсивному давлению хищников (как фактору, вызванному самим существованием колонии) может, в принципе, осуществляться двумя различными способами, отвечающими двум основным типам колониальных поселений. У видов с разреженными поселениями относительная безопасность против хищников обеспечивается диффузностью распределения криптических гнезд (особенно если они маскируются естественными элементами ландшафта) в сочетании с коллективным окрикиванием и запугиванием врага (Tinbergen, 1956; Nisbet, 1975; Mшller, 1978; Wiklung, Andersson, 1980). Однако недостаточно плотное размещение гнезд позволяет хищнику свободно перемещаться внутри поселения и утилизировать его наиболее густо заселенные центральные участки (Montevecchi, 1977; Burger, Lesser, 1978; см. статью автора и Л.Ю. Зыковой «Влияние экологических и социальных факторов на репродуктивный успех у черноголового хохотуна» в этом сборнике).

У тех видов, которые образуют чрезвычайно компактные группировки, наиболее уязвимыми для хищников оказываются гнезда, расположенные на их периферии (Oelke,

1975; Fuchs, 1977; Gochfeld, 1980). Периферические особи формируют своего рода механический буфер, принимающий на себя основной удар и, в то же время, защищающий от разграбления центральные участки поселения. Можно предположить, что возникающая таким образом безопасность «центральных» особей, составляющих значительную долю популяции и осуществляющих максимальный вклад в репродукцию, постепенно приводит к редукции активного антихищнического поведения (атак на врага, запугивающей дефекации). Отсутствие подобных реакций – характерная черта видов с наиболее плотными поселениями (Белопольский, 1957; Cullen, 1957; Fuchs, 1957; наши данные по *Larus ichthyaetus* и *L. genei*). У многих из них (пестроносая крачка, морской голубок, черноголовый хохотун, кайры) наблюдается увеличение изменчивости окраски яиц с некоторой потерей их криптичности (по сравнению с близкими видами, гнездящимися более разреженно), что также может быть связано со снижением стабилизирующего отбора со стороны хищников.

Эти особенности морфологии и поведения видов с компактными колониями ставят под удар хищников довольно значительную часть популяции, которая в силу тех или иных причин вынуждена размножаться в составе мелких группировок, лишенных достаточно мощного периферического буфера (Robertson, 1972; Панов, Зыкова, 1972). У таких видов взаимоотношения с хищниками носят сложный и, в каком-то смысле, парадоксальный характер. Как пишет Л.О. Белопольский (1957: 392), наиболее благоприятная ситуация для них – увеличение общей численности, ведущее к образованию плотно населенных зон в центре колонии. Однако «…это не ослабляет борьбы хищных чаек с кайрами или другими колониальными видами, *а лишь усиливает ее* (курсив мой – Е.П.), но на более разреженных (обычно на периферийных участках колонии».

Здесь важно отметить, что, оказываясь таким образом в относительной безопасности от внешних хищников, переуплотненный центр поселения начинает нести существенные потери на почве усиливающегося внутрипопуляционного давления. Эти потери репродуктивного потенциала (в конечном итоге – те же, что и от воздействия хищников) могут быть вызваны самыми различными причинами. Например, у кайр *Uria* spp., гнездящихся на перенаселенных карнизах, учащаются случаи падения и гибели яиц (Белопольский, 1957). У пеликана *Pelecanus erythrorhynchus* при нормальной кладке в два яйца выводки из двух птенцов выращиваются почти исключительно в периферических, но не в центральных гнездах (Knopf, 1957). Возможно, это связано с большей дезорганизацией поведения центральных пар, приводящей к выкатыванию яиц из гнезд. У пеликанов, как и у многих видов чайковых, взрослые члены колонии проявляют открытую агрессивность к чужим птенцам, нередко приводящую к детоубийству и в ряде случаев – к каннибализму (Brown, 1967; Hunt, Hunt, 1975; Parsons, 1975; Зубакин, 1976; Панов и др., 1980; данные автора, Л.Ю. Зыковой и М.Е. Гаузер по *Larus genei*; обзор см. Гаузер, 1981*а*). Было показано, что у пестроносой крачки гибель птенцов из центральных зон крупных субколоний выше, чем на периферии, а у черноголового хохотуна и морского голубка выше в крупных субколониях по сравнению с мелкими (Гаузер, 1981*в*; Панов, Зыкова, 1982; неопубликованные данные этих авторов).

Смертность молодняка, обязанная в условиях полного отсутствия внешних хищников исключительно детоубийству, по своему размаху сопоставима с потерями от внешних хищников и даже превосходит эти потери. У пестроносой крачки в Нидерландах от чаек *Larus ridibundus* и *L. argentatus* гибнет 6-10% яиц и птенцов (Veen, 1977), а на юге Каспия, где эти крачки не имеют врагов, одна только гибель птенцов от детоубийства составляет от 4 до 17%, в среднем около 11% (по данным М.Е. Гаузер). У императорского пингвина *Aptenodytes forsteri* многочисленные конфликты при объединении инкубирующих взрослых в плотную «толпу» (так называемая «черепаха») ведут к по-

тере яиц и птенцов, и только на почве конкуренции из-за птенцов между их родителями и узурпаторами гибнет до 6% пуховиков (Jouventin, 1975). Открытая агрессивность полувзрослых птенцов к своим братьям и к птенцам из соседних гнезд приводит в переуплотненной колонии серой цапли *Ardea cinerea* на о-ве Фуругельма (залив Петра Великого, Японское море) к гибели 30% всего потомства (Стоцкая, 1981).

Многие колониальные виды птиц склонны образовывать смешанные поселения. Часто бок о бок селятся несколько видов чайковых, из которых одни оказываются в положении жертв, а другие – в роли их потребителей. При этом нередко не хищник селится около жертвы, а жертва образует колонии в непосредственной близости от поселения хищника (Fuchs, 1977; Burger, 1979, Veen, 1980). Принято полагать, что подобный выбор места гнездования видами, выступающими в качестве жертвы, адаптивен в том смысле, что избранный ею сосед, выедая умеренную часть потомства вида-жертвы, предохраняет ее от нападения других, более опасных (подчас, совершенно гипотетических) хищников (Fuchs, 1977; Veen, 1980).

Более правдоподобным кажется иное объяснение. Для любого поздно размножающегося вида колонии других видов служат своеобразными центрами социального притяжения и стимуляции (см. например Bergman, 1980) – независимо от проистекающих отсюда последствий, которые могут оказаться весьма неблагоприятными. Смеющаяся чайка *Larus atricilla* прилетает на места гнездования более, чем на месяц позже американской серебристой чайки *L. smithsonianus*. В тех участках поселения смеющейся чайки, которые образуются в непосредственной близости от поселения серебристой, второй из этих видов полностью уничтожает потомство первого. Отрицательное влияние американских серебристых чаек на смеющихся тем меньше, чем большим расстоянием разделены их гнездовые группировки (Burger, 1979).

В целом можно сказать, что колониальные виды (особенно те из них, которые образуют очень плотные поселения) должны быть весьма чувствительны к любым сдвигам в структуре биоценозов и к появлению новых, дотоле несвойственных данному местообитанию хищников (см., например, Ewaschuk, Boag, 1972; Burger, Lesser, 1978). Вероятно, именно этим объясняется устойчивое сокращение численности некоторых колониальных видов – даже из числа тех, которые принадлежат фаунам океанических островов (Feare, 1978).

Синхронизация процессов размножения (эффект Дарлинга). Эта гипотеза проистекает из бесспорного сегодня факта, что среди сезонно размножающихся (в том числе и колониальных) видов птиц успех размножения максимален у особей, приступающих к размножению в начале сезона, и тем ниже, чем позже сроки начала размножения. По мнению Дарлинга (Darling, 1938), в случае синхронизации репродуктивных циклов большинства членов данной популяции на ранних этапах сезона размножения, суммарный репродуктивный потенциал может быть реализован наиболее полно. Согласно гипотезе, синхронизирующим фактором является высокая концентрация особей в пределах ограниченного пространства.

Эта гипотеза находит как приверженцев (Nelson, 1967; Parsons, 1975; Viksne, Janaus, 1980), так и активных критиков (Orians, 1961b). Многие разногласия проистекают, вероятно, из-за неравноценности выбора группировок, внутри которых рассчитывают обнаружить синхронизирующие эффекты. Они во многих случаях очевидны для группировок невысокого ранга (субколонии и колонии, в нашей системе терминов) (Nelson, 1966*a*; Davis, Dunn, 1976; Beecher, Beecher, 1979), но едва ли могут быть выявлены в чистом виде на уровне поселения или локальной популяции. В последнем случае справедливо заключение, что чем больше группировка, тем менее синхронизировано размножение ее членов (Orians, 1961b). Внутри поселения максимальная синхронизация

обычно обнаруживается в центральной (или «главной») колонии, заселение которой дает начало поселению в целом (Patterson, 1965; Nelson, 1966a). Кроме того, в соответствии с гипотезой Дарлинга, при прочих равных условиях синхронизация выше в колониях или субколониях с максимальной численностью и плотностью, если они образовались в начале репродуктивного цикла (Панов, Зыкова, 1982). В ряде случаев такие показатели как ранние и синхронные сроки яйцекладки, высокие значения средней величины кладки и успешное вылупление имеют тенденцию коррелировать друг с другом. Однако из этого правила существует немало исключений (см. McRobers, McRobers, 1972; Knopf, 1979).

Вероятно, степень синхронизации размножения может оказывать влияние и на выживание птенцов. В этом смысле позитивный эффект синхронизации размножения показан на озерной чайке (Viksne, Janaus, 1980).

Логически вполне правдоподобно, что присутствие птенцов разного возраста в колонии, где взрослые особи агрессивны по отношению к потомству своих соседей, повышает вероятность гибели птенцов. Те из них, которые уже способны активно перемещаться, могут пасть жертвой насиживающих птиц (Knopf, 1979: 361). Однако не исключено, что детоубийство может стимулироваться именно массовым вылуплением в синхронизированной группировке (Davis, Dunn, 1976; Гаузер, 1981б; Панов, Зыкова, 1982). Явление синхронизации – далеко не единственное возможное следствие взаимной социальной стимуляции. Заведомо слабая стимуляция в небольших и разреженных периферийных группах может, вероятно, приводить к менее плотному насиживанию кладок. Такие птицы нередко бросают свои гнезда без всякой видимой причины. В колониях пеликана *Pelecanus erythrorhynchus* оставленные таким образом гнезда составляли 24,7% на периферии и лишь 14,7% в центральных участках (Knopf, 1979). К сожалению, при работе с популяциями, в которых не проводилось многолетнее индивидуальное мечение, невозможно разграничить роль социальных и чисто возрастных факторов в поведении такого рода. Известно, например, что у королевского пингвина молодые особи в норме бросают снесенные яйца спустя несколько дней после яйцекладки (Deepin et al., цит. по: Budd, 1975).

Коммунальная забота о потомстве. В качестве наиболее очевидной адаптации, казалось бы, обеспечивающей коллективную заботу о потомстве у колониальных птиц, принято рассматривать так называемые ясли. Они представляют собой временные или более постоянные объединения птенцов из нескольких выводков. Важно подчеркнуть при этом, что сам факт существования яслей еще не является достаточным свидетельством реальности коллективной заботы о молодняке со стороны взрослых птиц.

Один из наиболее хрестоматийных примеров – ясли императорского пингвина. Птенцы образуют скопления по собственной инициативе, причем основным стимулом для этого обычно служит ухудшение погодных условий – похолодание и сильный ветер (Yeates, 1975). Для королевского пингвина показано уменьшение теплопотерь у птенцов, объединенных в тесные группы (Barre, 1976). В этой связи важно то, что ясли присущи антарктическим видам пингвинов, но не описаны у большинства видов умеренной зоны южного полушария (см., например, Warham, 1975).

Ни у *A. forsteri*, ни у *Pygoscellis antarctica* взрослые особи не охраняют ясли. У обоих этих видов, как и у *P. papua*, родители кормят только своих птенцов (Sladen, 1975; Despin, 1972; Conroy et. al., 1975; Jouventin, 1975).

У пингвинов *Eudytes crestatus*, гаг *Somateria molissima* и некоторых видов чаек (*Larus cachinnans*, *L. ichtiaetus*) птенцы из разных выводков склонны объединяться в плотные группы при появлении крупных хищников. Именно в такие моменты взрослые птицы могут покинуть птенцов, оставив их без всякой защиты (Pettingil, цит. по Yeates, 1975;

Munro, Bedard, 1977; Панов, Зыкова, 1981 и их неопубликованные данные). У шилоклювки возможны временные объединения выводков при их переходах с одного места на другое, после чего возобновляется агрессивность взрослых членов такой временной группировки к чужим птенцам (De Bie, Zijlstra, 1979).

Объединение птенцов из разных выводков – явление обычное и для многих неколониальных видов – например, настоящих и нырковых уток (обзор см.: Munro, Bedard, 1977). Эти авторы рассматривают подобные объединения у гаги и у других видов как аберрантный случай увеличения семейной группы за счет присоединения к ней неродственных птенцов. Когда такую группу опекает несколько самок, в их взаимоотношениях не обнаруживается никаких признаков кооперации, а лишь конкуренция, ведущая нередко к вытеснению самки-матери из группы в результате агрессии пришлых самок (это, по-видимому, птицы, утратившие собственные выводки). Точно такая же ситуация описана у хохотуний *L. cachinnans* (Панов, Зыкова, 1981).

Для облигатно-колониальных видов чайковых характерны плотные послегнездовые группировки, состоящие из пуховых птенцов и взрослых особей, и внешне отдаленно напоминающие типичные ясли пингвинов. Внутри таких группировок взрослые птицы обычно опекают лишь свои собственные выводки (иногда – увеличенные за счет прибившихся к ним чужих птенцов) и агрессивны ко всем прочим пуховикам. Для особей, утративших кладки или выводки, характерно чередование родительского и агрессивного поведения по отношению к птенцам, что приводит к многочисленным столкновениям и дракам между взрослыми членами объединения и к несомненной дезорганизации (Костина Г.Н. Панов Е.Н., 1982; Зыкова, Панов, 1988; Гаузер и др., 2009). Вопрос о том, снижает ли существование подобных группировок пресс внешних хищников, ни в коей мере нельзя считать решенным, и здесь требуются интенсивные количественные исследования.

Таким образом, пока что остается возможным признать лишь косвенную роль коллективной защиты потомства за счет самого факта присутствия в колонии большого числа взрослых особей[3] . Что же касается истинной кооперации между членами поселения, то она пока что обнаружена только в наиболее специализированных сообществах социальных насекомых.

Замечания об эволюции колониальности

Мы полагаем, что вопрос об эволюции колониальности при нынешнем состоянии наших знаний может быть в лучшем случае предметом самых ориентировочных предположений. В качестве краткого конспекта можно высказать следующие замечания.

1. Невозможно обсуждать эволюцию «колониальности» вообще, поскольку в разных группах животных компактные репродуктивные группировки несомненно развивались на основе различных исходных социальных структур и под давлением неодинаковых направлений отбора. Недопустимо поэтому в одних и тех же терминах обсуждать происхождение колониальности у пингвинов, чайковых и, скажем, ткачиковых Ploceidae.

2. Имеющиеся данные по рецентным видам (в частности по колониальным видам птиц) не вполне удовлетворяют гипотезам, в которых становление колониальности рассматривается как реакция на недостаток пригодных местообитаний, на повышенный пресс хищников, на непредсказуемое распределение кормовых ресурсов. Избыток пригодных для гнездования мест (Nelson, 1966b; 1968; Knopf, 1979; Гаузер, 1981*a*, уязви-

[3] Интересно отметить, что в экспериментах по подстановке чучела в субколонии озерных чаек и пестроносых крачек не было обнаружено никаких корреляций между числом пар в субколонии и числом атак на хищника (Fuchs, 1977: 26).

мость колоний для хищников и удаленность от колоний предпочитаемых мест сбора пищи (Sladen, 1975; Orians, 1961a, Morel, 1969; Berry, 1976; Панов и др., 1980) у ныне живущих видов птиц подчеркивается многими авторами.

3. Относительная немногочисленность «колониальных» видов среди позвоночных и их неравномерность распределения по таксонам может свидетельствовать о малой конкурентоспособности этого типа организации по сравнению с другими типами, основанными на широком рассредоточении особей. Можно думать, что колониальность – это путь узкой специализации, навязанный жизненной форме наиболее фундаментальными особенностями ее морфофизиологии и биологии.

4. Будучи тесно связанной со всеми прочими чертами биологии видов, тенденция к образованию плотных поселений должна наследоваться в данной филетической ветви по типу «генетического груза». Отсюда – явное (нередко – почти полное) преобладание колониальности в некоторых таксонах при почти полном ее отсутствии в других группах.

5. В ходе этого процесса переход от «пассивной» колониальности (отсутствие запретов на тесное соседство) к «активной» (появление запретов на рассредоточение) может, вероятно, происходить по типу ортоселекции. Ортоселе́кцию мы понимаем в данном случае как направленный отбор определенного психического типа, находящего комфорт в условиях переуплотнения. Коль скоро этот процесс начался, дополнительным и ускоряющим его фактором может стать влияние хищников, элиминирующих одиночных и периферических особей, для которых характерна нетерпимость к высокой плотности. Результат – поведенческая сверхспециализация (т.н. облигатно-колониальные виды), создающая несомненные предпосылки к вымиранию при любом сколько-нибудь существенном изменении в структуре биогеоценоза. В этой связи важно заметить, что у птиц очень многие облигатно-колониальные виды относятся к изолированным таксономическим группам с малым числом рецентных видов (пингвины Sphenisciformes, пеликаны Pelecani, олуши Sulidae, фламинго Phoenicopteri и т.д.).

6. Считается, что колониальные виды птиц в ходе своей эволюции адаптировались к обитанию на островах, где отсутствуют наземные хищники. В свете всего сказанного можно предположить как раз обратное: колониальные виды, относящиеся, как правило, к наиболее древним отрядам птиц (Friedman, цит. по Collias, Collias, 1964: 147), вымирают преимущественно на материках, где биоценозы более динамичны (чему немало способствует антропогенный фактор) и обнаруживают большую устойчивость на островах с их сравнительно консервативными фаунами.

7. Колониальность возникает в ходе эволюции крупного таксона (такого, как птицы) неоднократно, о чем свидетельствует существование колониальных видов как в группах наиболее древних (трубконосые Procellariiformes, пингвины), так и в наиболее молодых (воробьинообразные Passeriformes). Продуктивный подход к анализу проблемы должен базироваться на дифференцированном рассмотрении того и другого типа колониальности, которые условно могут быть названы «первичным» и «вторичным».

8. Многочисленные эффекты дезорганизации, обязанные переуплотнению размножающихся группировок и приводящие к существенным потерям репродуктивного потенциала у колониальных видов – все это заставляет некоторых авторов рассматривать колониальность как эволюционно неустойчивую стратегию (см. Bent, 1958: 343). Однако при сохранении комплекса условий, в которых формировался данный вид, даже очень высокие потери в период размножения могут не оказывать сколько-нибудь существенного отрицательного воздействия на дальнейшую судьбу популяции. Так, у тонкоклювой кайры *Uria aalge* при гибели 50% яиц и птенцов численность популяции будет удваиваться через каждые 53 года (Leslie, 1966; см. также Nelson, 1966*b*). Однако при значительных отрицательных изменениях общих условий жизни вида высокая ювенильная смертность в колониях может оказаться угрожающей для его дальнейшего существования.

Литература

Белопольский Л.О. 1957. Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. М.-Л.: АН СССР. 460 с.

Гаузер М.Е. 1981*а*. Социально обусловленная смертность птенцов в колониях пестроносой крачки (*Thalassus sandvicensis* Lath., Laridae) на островах Красноводского залива. I. Общая характеристика ювенильной смертности и ее возможные причины. Зоол. журн. 60(4): 530-539.

Гаузер М.Е. 1981*б*. Социально обусловленная смертность птенцов в колониях пестроносой крачки (*Thalassus sandvicensis* Lath., Laridae) на островах Красноводского залива. II. Влияние особенностей структуры и организации колонии на социально обусловленную смертность птенцов. Зоол. журн. 60(6): 879-886.

Гаузер М.Е. 1981*в*. Значение месторасположения гнезда для выживаемости птенцов в колониях пестроносой крачки. С. 55-56 в: Экология и охрана птиц. Тез. докл. VIII Всес. орнит. конференции. Кишинев.

Гаузер М.Е., Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 2009. Социально обусловленная смертность птенцов у морского голубка (*Larus genei*, Laridae) 2. Причины и размах ювенильной смертности в колониях различной численности и плотности. Зоол. журн. 88(6): 708-716

Головина Н.М. 1978. Структура колоний чайковых и их роль в биокомплексах Восточной Камчатки. С. 59-65 в: Проблемы экол. позвоночных Сибири, Кемерово,

Зубакин В.А. 1976. Сравнительная экология колониального гнездования чайковых птиц. Автореферат канд. дисс. на соиск. ученой степени канд. биол. наук. М.: МГУ. 22 с.

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1988. Асинхронность вылупления как основная причина дифференцированной ювенильной смертности у черноголового хохотуна (*Larus ichthyaetus*). Зоол. журн. 67(12): 1865-1877.

Иваницкий В.В. 1981. Социальное поведение черногрудых и индийских воробьев. С. 90 в: Экология и охрана птиц. Тез. докл. YII Всес. орнит. конференции, Кишинев.

Костина Г.Н. Панов Е.Н. 1982. Смертность пуховиков и устойчивость персональных связей между птенцами и родителями у черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus.* Зоол. журн.. 61(10): 1533-1542.

Панов Е.Н. 1975.Социальное поведение и эволюция организации. С. 24-43 в: Проблемы эволюции 4. Новосибирск: Наука.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Костина Г.Н., Андрусенко Н.Н. 1980. Социально обусловленная смертность в колониях черноголового хохотуна (*Larus ichthyaetus*). I. Масштаб и причины ювенильной смертности. Зоол. журн. 59(11): 1694-1704.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1981. Поведение хохотуньи *Larus argentatus cachinnans* на поздних стадиях репродуктивного цикла. Зоол. журн. 60(11): 1658-1669.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1982. Социально обусловленная смертность в колониях черноголового хохотуна (*Larus ichthyaetus*). 2. Динамика и размах ювенильной смертности в колониях с различной пространственной структурой. Зоол. журн. 61(9): 1396-1412.

Стоцкая Е.О. 1981.Особенности гнездования серых цапель на скалах острова Фуругельма (Южное Приморье). С. 215 в: Экология и охрана птиц: VIII Всесоюз. орнитол. конф. Тез. докл. Кишинев.

Харитонов С.П. 1981. О формировании микроколоний у озерной сайки (*Larus ridibundus*). Зоол. журн. 60(4): 540-547.

Юдин К.А. 1965. Филогения и классификация ржанкообразных. Фауна СССР. Птицы 2, (1, 1). М.-Л.: Наука. 261 с.

Andersson M., Gotmark F. 1980. Social organization and foraging ecology in the arctic scua *Stercorarius parasiticus*: a test of the feed defendability hypothesis. Oikos 35(1): 63-71.

Barre H. 1976. Etude de la dйpense йnergйtique du poussin de menchot royal (*Aptenodytes patagonica* J.F. Miller) dans les conditions ambiantes naturrels. C. r. Acad. Sci. D282(1): 89-92.

Beecher M.D., Beecher I.M. 1979. Sociobiology of bank swallows: reproductive strategy of the male. Science 205(4412): 1282-1285.

Jent A.C. 1958. Life histories of North American blackbirds, oricles, tanagers, and allies (order Passeriformes: families Ploceidae, Icteriidae and Thraupidae). U.S. National Mus. Bull. 211.

Smithsonian Inst., Washington D.C. 549 p.
Bergman G. 1980. Single-breeding versus colonial breeding in the Caspian Tern, *Hydroprogne caspia*, the common Tern, *Sterna hirundo* and the arctic tern *Sterna paradisea*. Ornis Fenn. 57: 141-152.
Berry H.H. 1976. Physiological and behavioral ecology of the cape cormorant *Phalacrocorax capensis*. Madoqua 9(4): 49-55.
Brown Ch.R. 1979. Territoriality in the purple martin. Wilson Bull. 91: 583-591.
Brown R.G.B. 1967. Breeding success and population growth in a colony of herring and lesser black-backed gulls *Larus argentatus* and *L. fuscus*. Ibis 109(4): 502-515.
Budd J.M. 1975. The king penguins *Aptenodytes patagonica* at Heard Island. Pp 337-352 in: The Biology of penguins. (ed. B. Stonehouse). Lnd.-Basingstoke.
Burger J. 1977. Role of visibility in nesting behaviour of *Larus* gulls. Comp. and Physiol. Psychol. 91(6): 1347-1358.
Burger J. 1979. Competition and predation: herring gulls versus laughing gulls. Condor 81(3): 269-277.
Burger J., Lesser F. 1978. Selection of colony sites and nest sites by common terns *Sterna hirundo* in Ocean country, New Jersey. Ibis 120(4): 433-449.
Burger J., Shisler J. 1980. The progress of colony formation among herring gulls *Larus argentatus* nesting in New Jersey. Ibis 122(1): 15-26.
Carrick R., Murrey M.D. 1964. Social factors in population regulation of the silver gulls *Larus novaehollandiae* Stephens. C.S.I.R.O. Wildlife Res. 9: 189-199.
Collias N.E., Collias E.C. 1964. Evolution of nest building in the weavebird (Ploceidae). Univ. Calif. Publ. Zool. 73. 199 p.
Collias N.E., Collias E.C. 1977. Weavebird nest aggregations and evolution of the compound nest. Auk 94: 50-64.
Collias N.E., Collias E.C. 1980. Behaviour of the grey-capped social weaver in Kenia. Auk. 97(2): 213-226.
Conroy G.W.H., Darling O.H.S., Smith H.G. 1975. The annual cycle of the chinstrap penguin *Pygoscelis antarctica* on Signey Island, South Orkney Islands. Pp. 353-362 in: The biology of penguins (ed. B. Stonehouse) Lnd.-Basingstoke.
Crook J.H. 1964. The evolution of social organization and visual communication in the weaverbird (Ploceinae). Behaviour Suppl. 10: 1-178.
Crook J.H. 1965. The adaptive significance of avian social organization. Pp. 181-218 in: Social organization of animal communities. Symp. Zool. Soc. Lond., 14 : 181-218.
Cullen E. 1957. Adaptations in the kittiwake to cliff-nesting. Ibis 99: 275-303.
Darling F.F. 1938. Bird flocks and the breeding cycle. Cambridge.
Davis J.W.P. 1975. Specialization in breeding location by herring gulls. J. Anim. Ecol. 44(3): 795-804.
Davis J.W.P., Dunn E.K. 1976. Intraspecific predation and colonial breeding in lesser black-backed gulls *Larus fuscus*. Ibis 118(1): 65-77.
De Bie S., Sijlstra H. 1979. Some remarks on the behaviour of the avoset (*Recurvirostra avosetta* L.) in relation to different breeding places. Ardea 67(1-2): 68-69.
Despin B. Note preliminaire sur le manchot papou *Pygoscelis papua* de l'ile la Possession (archipel Crozet). Oiseau et Rev. Franз. Ornithol. 42 (N spec.): 69-83.
Drost R., Focke E., Freytag G. 1961. Entwicklung und Aufbau einer Population der Silbermowe, *Larus argentatus argentatus*. J. Ornithol. 102(4): 404-429.
Drury W.H. jr. 1962. Breeding activities especially nest building of the yellow tail (*Ostinops decumatus*) in Trinidad, West Indies. Zoologica. 47(1): 39-58.
Drury W.H.Jr., Smith W.J. 1968. Defence of feeding areas by adult herring gulls and intrusion by young. Evolution 22(1): 193-201.
Duncan N. 1978. The effects of culling herring gulls (*Larus argentatus*) on recruitment and population dynamics. J. Appl. Ecol. 15(3): 697-713.
Emlen S.T. Demong N.J. 1975. Adaptive significance of synchronized breeding in colonial bird: a new hypothesis. Science 188(4192): 1029-1031.
Ewaschuk E., Boag D.A. 1972. Factors affecting hatching success of densely nesting Canada geese. J. Wildlife Manag. 36(4): 1097-1106.
Feare Ch.J. 1978. The decline of booby (Sulidae) populations in the western Indian Ocean. Biol. Conserv. 14(4): 295-305.

Feekes F. 1981. Biology and colonial organization of two sympatric casiques – *Casicus c. cela* and *C. h. haemorrhous* (Icteridae, Aves) in Suriname. Ardea 69: 83-107.

Fuchs E., 1977. Predation and antipredator behaviour in a mixed colony of terns *Sterna* sp. and black-headed gulls *Larus ridibundus* with special reference to the sandwich tern. Ornis Scand. 8(1): 17-32.

Gochfeld M. 1980. Timing of breeding and chick mortality in central and peripheral nests of magellanic penguins. Auk 97(1): 191-193.

Hoogland J.L., Sherman P.W. 1975. Advantages and disadvantages of bank swallow (*Riparia riparia*) coloniality. Ecol. Monogr. 46(1): 33-56.

Horn H.S. 1968. The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). Ecology 49: 682-694.

Hunt G.L.Jr., Hunt M.H. 1975. Reproductive ecology of the Western gull. The importance of nest spacing. Auk 92(2): 270-279.

Jouventin P. 1975. Mortality parameters in emperor penguins *Aptenodytes forsteri*. Pp. 435-446 in: The biology of penguins. (ed. B. Stonehouse). Lnd. – Basingstoke.

Jouventin P., Guillotin M. 1979. Socio-ecologie du skua Antarctique a Pointe Geologie. Terre et Vie 33(1): 109-127.

Knopf F.L. 1979. Spatial and temporal aspects of colonial nesting of white pelicans. Condor 81(4): 353-363.

Krebs J.R. 1974. Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting resources in the great blue herou (*Ardea herodias*). Behaviour 51(1-2): 99-134.

Lack D. 1967. Interrelationships in breeding adaptations as show by marine birds. Pp. 3-42 in: Proc. 14-th Int. Ornithol. Conf. Oxf.

Leslie P.H. 1966. The intrinsic rate of increase and the overlap of successive generations in a population of guillemots (*Uria aalge* Pont.). J. Anim. Ecol. 35(2): 291-301.

Lloyd C.S. 1979. Factors affecting breedings of razorbills *Alca torda* in Stokholm. Ibis 121(4): 165-176.

MacRoberts B.R., MacBoberts M.N. 1972. Social stimulation in herring and lesser blackbacked gulls. Ibis 114(4): 495-506.

Mшller A.P. 1978. Skiftende koloniplaceringer hos danske Sandterner *Gelohelidon n. nilotica* Gmel. Dan. ornithol. foren. Tidsskr. 72(3): 119-126.

Montevecchi W.A. 1977. Predation in a salt marsch laughing gull colony. Auk 94(3): 583-585.

Morel G.L. 1968. L'impact иcologique de *Quelea quelea* (L.) sur les savanes sahиliennes. Raisons du pullulement de ce ploceide. Terre et Vie 114(1): 69-98.

Morris R.D., Black J.E. 1980. Radiotelemetry and herring gull foraging patterns. J. Field Ornithol. 51(2): 110-118.

Mьller-Schwarze C, Mьller-Schwarze D. 1975.A survey of twenty-four rookeries of pygoscelid penguins in the Antarctic Peninsula region. Pp. 309-320 in: The biology of penguins. (ed. B. Stonehouse).Lnd.-Basingstoke,

Munro J., Bedard J. 1977. Creche formation in the common eider. Auk 94(4): 759-771.

Nelson J.B. 1966*a*. The breeding biology of the gannet *Sula bassana* in the Bass Rock, Scotland. Ibis 108(4): 84-626.

Nelson J.B. 1966*b*. Population dynamics of the gannet (*Sula bassana*) at the Bass Rock, with comparative information from other Sulidae. J. Anim.Ecol. 35(3): 443-470.

Nelson J.B. 1967. The breeding behaviour of the white booby *Sula dacylatra*. Ibis 109(2): 194-231.

Nelson J.B. 1968. Breeding behaviour of the swallow-tailed gull in the Galapagos. Behaviour 30(2-3): 146-174.

Nettleship D.N. 1972. Breeding success of the common puffin (*Fratercua arctica* L.) on different habitats at Great Island. Ecol.Monogr. 42: 239-268.

Nisbet I.C.T. 1975. Selective effects of predation in a tern colony. Condor 77(2): 221-226.

Oelke H. 1975. Breeding behaviour and success in a colony of Adиlie penguins *Pygoscelis adeliae* at Cape Crozier, Antarctica. Pp. 366-395 in: The biology of penguins (ed. B. Stonehouse). Lnd.-Basingstoke.

Orians G.H. 1961*a*. The ecology of blackbird (*Agelaius*) social systems. Ecol. Monogr. 31: 285-312.

Orians G.R. 1961*b*. Social stimulation within blackbird colonies. Condor 63(4): 330-337.
Orians G.H. 1972. The adaptive significance of mating systems in the Icteridae. Pp. 389-398 in: Proc.15-th Int. Ornithol. Congr.
Parsons J. 1975. Seasonal variation in the breeding success of the herring gull. An experimental approach to pre-fledging success. J. Anim. Ecol. 44(2): 553-573.
Patterson J.J. 1965. Timing and spacing of brood in the black-headed gull *Larus ridibundus*. Ibis 107(4): 433-459.
Plummer M.V. 1977. Predation by black rat snakes in bank swallow colonies. Southwest Natur. 22(1): 147-148.
Pratt H.M. 1980. Directions and timing of Great blue heron foraging flights from a California colony: implications for social facilitation of food finding. Wilson Bull. 92(4): 489-496.
Prиvost J., Bourliere F. 1957. Vie eoclale et thermorиgulation chez le manchot empereur *Aptenodytes forsteri*. Alauda 25(3): 167-173.
Robertson R.J. 1972. Optimal niche space of the redwinged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). 1. Nesting success in marsh and upland habitat. Canad. J. Zool. 50(2): 247-263.
Rowan M.K. 1965. Regulation of sea-bird numbers. Ibis 107(1): 54-59.
Rutberg A.T., Rohwer S. 1980. Breeding strategies of male yellow-headed blackbirds: results of a removal experiment. Auk 97(3): 619-622.
Schreiber E.A., Schreiber R.W., Dinstore J.J. 1979. Breeding biology of laughing gulls in Florida. Part 1: nesting, egg, and incubation parameters. Bird-Band. 50(4): 304-321.
Sladen W.J.L. 1957. Penguins. Sci. Amer. 197(6): 44-51.
Soutern W.E., Cuthbert F., Patton S.R. 1979. The influence of fox predation on ringbilled and herring gull nesting success. Pp. 519-524 in: Proc. I-st Conf. Sci. Res. National Parks, New Orleans. La .1. Washington, D.C.
Stonehouse B. 1975. Introduction: the Spheniscidae. Pp. l-16 in: The biology of penguins. (ed. B. Stonehouse). Lnd.-Basingstoke.
Tinbergen N. 1956. The function of territory in gulls. Ibis 98: 401-411.
Trillmich F. 1978. Feeding territories and breeding success of south polar skuas. Auk 95(1): 23-33.
Van Tyne J., Berger A.J. 1976. Fundamentals of ornithology. N.Y.-Lnd-Sydn.-Tor. 808 p.
Veen J. 1977. Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of the sandwich tern (*Sterna s. sandvicensis* Lath.). Benav.Suppl. 20 p.
Veen J. 1980. Breeding behaviour and breeding success of a colony little gulls *Larus minutus* in the Netherlands. Limosa 53: 73-83.
Viksne J., Janaus M. 1980. Breeding success of the black-headed gull *Larus ridibundus* in relation to the nesting time. Ornis fenn. 57 (1): 1-10.
Walsberg G.E. 1978. Brood size and the use of time and energy by the *Phainopepla*. Ecology 59(1): 147-153.
Ward P., Zahavi A. 1973. The importance of certain assemblages of birds as «information-centres» for food-finding. Ibis 115(4): 517-534.
Warham J. 1975. The crested penguins. Pp. 189-270 in: The biology of penguins (ed. B. Stonehouse), Lnd.-Basingstoke.
Wiklund Ch.G., Andersson M., 1980. Nest predation selects for colonial breeding among fieldfares *Turdus pilaris*. Ibis 122(3): 363-366.
Yeates G.W. 1975. Microclimate, climate and breeding success in Antarctic penguins. Pp. 397-410 in: The biology of penguins (ed. B. Stonehouse). Lnd.-Basingstoke.

19. Межвидовые территориальные отношения в смешанной популяции чернобокой каменки *Oenanthe finschii* и каменки плешанки *O. pleschanka* на полуострове Мангышлак [1]

Идея о неизбежности возникновения конкурентных отношений между близкими видами при их встрече в едином биоценозе служит лейтмотивом современных исследований по сравнительной экологии (Lack, 1971). Надежным механизмом смягчения конкуренции принято считать межвидовую территориальность: каждая пара охраняет участок пространства со всеми его ресурсами (пища, убежища) как от прочих пар своего вида, так и от пар близких видов (Murray, 1971; Catchpole, 1972, 1973; Панов, 1973 и др.). Однако этот механизм смягчения гипотетической конкуренции не может работать, если взаимодействующим близким видам не свойственна внутривидовая территориальность (Панов, 1972). Иными словами, характер пространственных отношений между видами определяется особенностями их стратегий использования пространства, которые сложились в ходе филогенеза каждого вида под влиянием многих факторов.

Ниже будет показано, что отсутствие строгой межвидовой территориальности возможно и при сосуществовании в одном местообитании двух близких территориальных видов со сходными экологическими потребностями. Возможность совместного «нерегламентированного» использования пространства обусловлена тем обстоятельством, что эти виды отличаются по уровню агрессивности и пользуются сходными, но не идентичными стратегиями использования пространства.

Исследования проводились на п-ове Мангышлак близ пос. Таучик (44° с.ш., 51° в.д.) в ущелье Чикатта, разделяющем хребты Кауше и Емды в предгорьях Каратау. На экспериментальном участке около 500 га закартировано 38 территорий чернобокой каменки *(Oenanthe finschii* Heugl.) и 30 участков плешанки (O. *pleschanka* Lepech.) Измерения территорий производились на плане по методу Кетчпола (Catchpole, 1972). Основной материал по территориальному поведению чернобокой каменки получен в период с 15 марта по 11 апреля, по плешанке – с 19 апреля по 9 мая 1974 г. Общее время непосредственных наблюдений превышает 400 ч. В этом районе обитает гибридная популяция, возникшая в результате вторичного контакта и скрещивания плешанки с испанской каменкой O. *hispanica* (наши данные). Фенотипически чистые особи испанской каменки составляют лишь 3% популяции, фенотипические гибриды – 21,6%. Поскольку территориальное поведение испанской каменки в общих чертах сходно с таковым плешанки, данные по обоим видам сведены в объединенные выборки.

Объект исследования

Чернобокая каменка и плешанка принадлежат к разным, заметно дивергировавшим филумам рода *Oenathe* (Panow, 1974). Чернобокая каменка зимует вблизи мест гнездования. Некоторые популяции из южных районов СССР частично оседлы. Этим обусловлены ранние сроки начала размножения по всему ареалу вида. На п-ове Мангышлак начало гнездостроения отмечено 15 марта. Прилет самцов продолжается по крайней мере до 22 марта, и па протяжении 2-й декады этого месяца происходит окончательное формирование территориальной структуры популяции. Прилет самок и образование пар заканчивается в конце марта (последний достоверный случай – 30.III). Из трех типов местообитаний, пригодных для гнездования петрофильных каменок (крутые скло-

---

[1] Е.Н. Панов, В.В. Иваницкий Зоол. ж. 1975 54(9): 1357-1370.

ны чинков высотой до 100 м, грядовые выходы коренной породы в холмистой щебнистой полупустыне, лессовые обрывы), чернобокая каменка занимает здесь практически только первый. В двух других типах местообитаний изредка встречаются единичные пары. При абсолютном учете на участке 500 га зарегистрировано около 50 пар этого вида. Индивидуальные территории крупнее в местах с низкой плотностью и мельче при высокой плотности населения. Измерение 20 территорий дает среднюю величину 2.9 га при разбросе от 0.7 до 10 га. Большая концентрация пар в одних местах по сравнению с другими определяется, вероятно, чисто стохастическим эффектом распределения особей в однотипном местообитании.

Плешанка мигрирует на зимовки в северо-восточную Африку и сравнительно поздно возвращается к местам гнездования. Первое появление отмечено 6 апреля (когда самки некоторых пар чернобокой каменки уже приступают к насиживанию). Начало массового прилета плешанок приурочено к концу 1-й декады апреля (8–10.IV). Прилет сильно растянут: некоторые самцы занимают индивидуальные участки вплоть до начала мая (5–6.V). В эти же даты заканчиваются прилет самок и образование последних пар. Плешанка менее разборчива в выборе местообитаний и гнездится во всех трех названных типах ландшафта. Однако склоны чинков эти каменки занимают в первую очередь и наиболее охотно: численность плешанок в таких местообитаниях несравненно выше, чем в двух других. Эти последние (особенно лессовые обрывы) заселяются плешанкой довольно равномерно, однако плотность населения здесь невысока, а индивидуальные участки значительно крупнее, нежели вдоль склонов чинков.

Таким образом, тесный пространственный контакт между чернобокой каменкой и плешанкой существует в местообитаниях, наиболее предпочитаемых обоими видами. Вселение сюда плешанок связано для них с проблемой преодоления противодействия со стороны местной популяции чернобокой каменки – вида крайне агрессивного. Эта проблема решается популяцией плешанки весьма успешно. На участке, населенном 38 парами чернобокой каменки, в начале мая при абсолютных учетах зарегистрировано 77 пар плешанки. Таким образом, соотношение численностей этих видов при окончательном формировании их гнездящихся популяций равно в среднем 1 : 2, а местами – 1 : 3 или 1 : 4. При большой изменчивости величины территории у плешанки ее минимальная величина значительно меньше таковой у чернобокой каменки и составляет около 0.3 га (по измерениям 20 территорий в местах с высокой плотностью плешанки). Для выяснения причин, которые позволяют плешанке преодолеть при вселении мощное противодействие со стороны чернобокой каменки, необходимо детально проанализировать специфику территориального и агрессивного поведения этих видов.

Агрессивное и территориальное поведение чернобокой каменки

Среди видов рода *Oenanthe* чернобокая каменка наиболее агрессивна. При межвидовых контактах особи этого вида неизменно инициируют конфликты и выходят из них победителями. Отношения между парами базируются на строгой территориальности. Границы обширных территорий охраняются самцами преимущественно против самцов, а самками – против самок. При попытке вселения на территорию пришлой самки и иногда – при пограничных конфликтах самки демонстрируют угрожающие позы, сходные с соответствующими позами самцов. При длительных конфликтах между самками они поют агрессивный вариант песни, свойственной в аналогичных ситуациях и самцам. Для обоих полов характерны низкие пороги проявления агрессивности. В частично оседлых популяциях (например, в южном Узбекистане) самцы продолжают охранять свои территории и в осенне-зимний период. Особенно активно защищают территорию те самцы, кото-

рые остаются на зиму в парах. Менее агрессивные одиночные самцы придерживаются обширных индивидуальных участков обитания с размытыми границами. Какие-либо признаки концентрации зимующих или пролетных особей несомненно отсутствуют.

Структура и границы территории. На экспериментальном участке структура территорий подавляющего большинства нар чернобокой каменки достаточно однотипна. Обычно территория включает участок каменистого склона чинка, изрезанного множеством пустот, ниш и небольших пещер, а также прилежащий к склону участок ровной речной террасы, покрытой травянистой растительностью и кустами тамариска (рис. 1*А*, 4*А*). Характер использования территории неодинаков в разных ее участках и претерпевает изменения на протяжении репродуктивного цикла. Ровная травянистая терраса – это главные кормовые угодья. Наиболее выдающиеся изломы на склоне чинка служат самцу песенными постами. До момента приобретения самки самец проводит в этих местах большую часть своего времени. Он поет на излюбленном уступе и с него же совершает особые демонстративные полеты. Обычно песенные посты расположены в нижней трети чинка. Здесь же, на границе чинка и кормовых угодий, обычно происходит образование пары. Таким образом, и холостой самец и недавно образовавшаяся пара тяготеют к нижнему обрезу чинка.

Все сказанное определяет и характер охраны границ территории. Дело в том, что установление ориентировочной границы между двумя соседними территориями происходит в течение нескольких часов после вселения нового самца рядом с другим, осевшим здесь ранее. Если претендент пытается остановиться слишком близко к центру активности пионера, последний нападает на пришельца снова и снова. В ходе длительных погонь и взаимных демонстраций, продолжающихся иногда свыше 7 *ч*, стихийно устанавливается приблизительная линия раздела. Ее положение определяется, с одной стороны, настойчивостью пришельца, а с другой – упорством первого владельца участка. В последующие 2–3 дня эта ориентировочная линия раздела уточняется в ходе взаимного патрулирования границ обоими соседями.

Иногда такие встречи на границе приводят к коротким дракам. Во время конфликтов у самцов происходит закрепление условных связей на местные ориентиры (ложбины, кустики, валуны), которые отныне маркируют границу. В дальнейшем встречи соседей происходят в огромном большинстве случаев именно вблизи этих ориентиров. Контакты постепенно приобретают все более мирный характер в силу привыкания к стимулу (т.е. к облику и местонахождению соперника) и становятся все реже, а к началу периода насиживания практически сходят на нет (табл. 1, рис. 2). Теперь при эпизодических контактах вдоль границы самцы уже не стремятся сократить дистанцию, и слабые взаимные демонстрации осуществляются через «коридор» шириной 10–20 м. Совершая территориальные полеты, самцы почти никогда не пересекают воображаемого «вертикального окаймления» своей территории. За 39 *ч* наблюдений за 3 соседними парами отмечено лишь по одному случаю нарушения воздушной границы двумя из этих трех самцов. Поскольку установление границ протекает обычно в тот период, когда самцы еще холосты и придерживаются нижней трети чинка, то и постоянно патрулируемые участки границ привязаны к местам раздела между чинком и речной террасой. Эти строго обусловленные отрезки пограничной линии составляют небольшую часть всего периметра территории, который в других местах остается более или менее размытым и обычно не патрулируется – либо в силу отсутствия здесь непосредственных соседей, либо из-за того, что каждый из соседей бывает здесь редко, эпизодически, часто в момент отсутствия конкурента (рис. 1*А*). Однако, если хозяин на месте и видит, что сосед находится вблизи его владений, он приближается к нему (но не пересекает границу) и демонстрирует угрожающие позы.

Таблица 1. Уменьшение числа конфликтов между недавно вселившимся самцом чернобокой каменки *O. finschii* № 12 с его соседями справа и слева (самцы № 11 и 13) в период между 19 марта и 11 апреля

Конфликты самцов №№ 12 и 13					Конфликты самцов №№ 12 и 13					Всего конфликтов с участием самца № 12			
Дата и время наблюдении, ч	Дата и время наблюдений, ч	Количество конфликтов	Время, затраченное на конфликты, *мин*	Средн. Продолжительность 1 конфликта, *мин*	Дата и время наблюдении, ч	Количество конфликтов	Время, затраченное на конфликты, *мин*	Средн. Продолжительность 1 конфликта, *мин*	Средн. число конфликтов на 1 *ч*	Общее число конфликтов	Время, затраченное на конфликты, *мин*	Средн. Продолжительность 1 конфликта, *мин*	Средн. число конфлнктов на 1 *ч*
19.III 3 *ч*	11	19	1.7	3.7	19.III 3 *ч*	4	2.5	0.6	1.3	15	21.5	1.4	5.0
20. III 7 *ч*	11	14	1.3	1.6	20. III 7 *ч*	5	2.5	0.5	0.7	16	16.5	1.0	2.3
21. III 5,5 *ч*	11	17	1.6	2.0	21. III 5,5 *ч*	2	0.8	0.4	0..4	13	17.8	1.4	2.4
-	-	-	-	-	22. III 3 *ч*					-	-	-	-
31. III 2 *ч*	-	-	-	-	31. III 2 *ч*	2	3.5	0.7	0.7	5	2.6	0.5	0.9
1.1V 2 *ч*	2.0	0.6	0.3	1.0	1.1V 2 *ч*	3	2.0	0.7	0.7	1	0.5	0.5	0.5
11.IV 4 *ч*	0	0	0	0	11.IV 4 *ч*	1	0.5	0.5	0.5	0	0	0	0
Всего: 23,5 *ч*	35	50,6	1.4	1.3	Всего: 26,5 *ч*	15	7.5	0.5	0.5	50	58.1	1.2	1.9

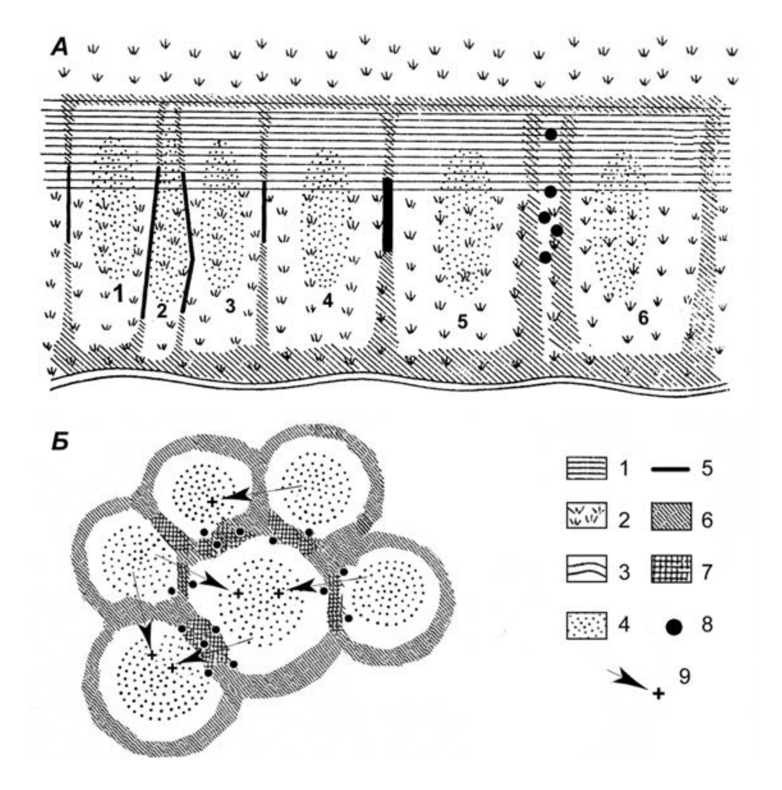


Рис 1. Схема типичных территориальных отношений в популяциях чернобокой каменки *O. finschii* (*А*) и плешанки *O. pleschanka* (*Б*).
1– склон чинка, 2 – участки травянистой растительности, 3 – ручей, 4 – сердцевинные зоны соседних пар, 5 – стабилизированные участки границ между территориями чернобокой каменки, 6 – зоны совместного использованиями самцами-соседями у плешанки, 7 – участки границ территорий самцов-плешанок, где имеют место пограничные конфликты между ними, 8 – точки, в которых происходят пограничные конфликты, 9 – залеты самцов-плешанок в сердцевинные зоны соседей и места конфликтов здесь.

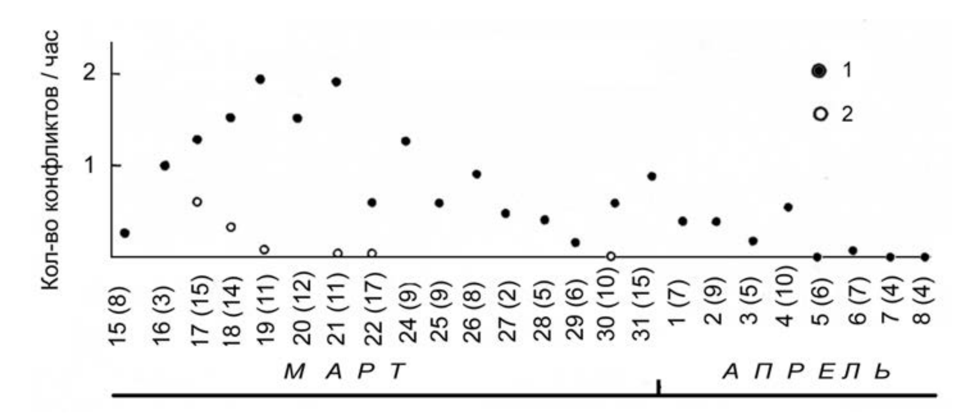


Рис. 2. Снижение частоты конфликтов в ходе репродуктивного цикла чернобокой каменки O. *finschii.* 1 – пограничные конфликты, 2 – длительные конфликты при распределении территорий; цифры в скобках – количество часов наблюдений в соответствующие даты.

Описанная схема взаимоотношений между соседними самцами может претерпевать изменения в зависимости от величины их территорий. Хозяин небольшой, хорошо просматриваемой территории чаще контактирует и конфликтует с соседями, а доля постоянно патрулируемых и охраняемых участков границы по отношению ко всему ее периметру здесь выше (территория № 2 на рис. 1*А*), чем у обширных территорий. Если две крупные территории расположены друг подле друга, они могут быть разделены ничейными участками шириной до 50–70 м (территории № 5 и 6 на рис. 1*А*). В этом случае соседи конфликтуют редко и лишь при залете одного из них в эту ничейную зону.

Редкость таких залетов обусловлена, вероятно, не стремлением избежать контактов с соседом, а тем обстоятельством, что повседневная активность владельца крупной территории сосредоточена в достаточно обширной сердцевинной зоне, площадь которой заметно меньше площади территории в целом. Эта сердцевинная зона максимального использования окружена менее используемой буферной зоной. Еще реже посещается хозяевами собственно пограничная полоса, в силу чего ее точная локализация по всему периметру крупной территории неизвестна владельцу последней. Отсюда – эпизодичность конфликтов между владельцами соседних крупных территорий, которая не способствует практике постоянной охраны периферии буферной зоны и ничейной полосы. Именно такие места благоприятны для вселения как запоздавших на пролете самцов чернобокой каменки, так и самцов плешанки.

При уменьшении размеров территории уменьшается ширина ее буферного окаймления – вплоть до полного его исчезновения у территорий, минимальных по площади. В этом случае территория состоит только из сердцевинной зоны, и дальнейшее сокращение ее размеров невозможно (территория № 2 на рис. 1*А*). Таких территорий сравнительно немного и они принадлежат тем самцам, которые вторглись между двумя ранее установленными небольшими территориями и заняли их буферные зоны, или же тем первоначальным владельцам, которые не смогли удержать за собой своих начальных буферных зон. Отсутствие у территории буферной зоны ставит владельца ее в условия, весьма невыгодные во время образования пар. Это связано с теми трудностями, которые будет испытывать самка, впервые попавшая на такую территорию и оказавшаяся перед необходимостью быстро ознакомиться с локализацией ее границ.

Поведение самца и самки, ориентированное по отношению к границе их территории, во время и после образования пары. Граница территории устанавливается самцом, у которого в ходе конфликтов с соседями формируются условные связи между локализацией местных ориентиров и территориальных рубежей. Такой же процесс научения должен быть пройден и самкой сразу же после того, как она остановилась на избранной ею территории. Местонахождение самца-хозяина территории указывает самке очертания сердцевинной зоны участка. Вспышка брачных демонстраций самца в момент появления самки привлекает внимание соседних самцов, которые приближаются (в одиночку или в сопровождении своих самок) к границам и останавливаются здесь. Локализация соседних самцов (или пар) указывает вновь прибывшей самке на расположение некоторых отрезков границы, патрулируемых наиболее интенсивно. С конфигурацией всего остального периметра территории самка знакомится в первые часы пребывания на ней, когда она начинает распространять свою активность из сердцевинной зоны в периферические буферные. Если территория очень велика, то самка знакомится с крайними ее пределами постепенно, в ходе совместного использования пространства обоими членами пары. В тех местах, где самец на основе предыдущего опыта может ожидать конфликтов, он стремится отойти глубже в свои владения.

При этом самец иногда демонстрирует слабые варианты угрожающего поведения. Эти демонстрации адресованы «в пустоту» и возникают, вероятно, по ассоциации с прошлыми пограничными конфликтами, происходившими близ данной точки. Эти особенности поведения самца могут служить для самки указанием на близость границы, пересекать которую не рекомендуется.

Начиная осваивать периферические зоны территории, самка тем чаще нарушает границы соседей, чем меньше избранная ею территория. При этом самка наталкивается на агрессивную встречу со стороны самок из соседних пар и преследуется соседними самцами. Когда территория настолько мала, что состоит только из сердцевинной зоны и лишена буферного окаймления, такие нарушения границы самкой и вызываемые этим конфликты следуют один за другим. Высокая частота конфликтов на протяжении короткого времени служит для самки указанием на повышенную плотность популяции, к которой самки чернобокой каменки вообще мало терпимы. В результате самка покидает территорию, и процесс образования пары прерывается. Самец-владелец минимальной по размерам территории смог приобрести пару только после 9 неудачных попыток.

Образование пар на территориях малой и средней величины может сопровождаться кратковременными нарушениями границ, которые почти не наблюдаются в другое время. Нарушения границ могут .происходить: 1) по вине вновь прибывшей самки, еще не знакомой с конфигурацией границ; 2) по вине самца, вовлеченного в образование пары – когда он кратковременно преследует самку, вылетевшую за пределы его территории; 3) по вине самца – владельца соседней территории, который настолько эмоционально стимулирован брачными демонстрациями соседа, что пренебрегает установленными границами (такой самец может быть холост или же имеет самку, которая иногда сопровождает его при вторжении к соседу). Немногие случаи вторжений самца на соседнюю территорию могут быть объяснены, вероятно, исходя из прошлых взаимоотношений этих самцов. Игнорирование границ, по-видимому, легче ожидать от самца, имеющего возможность вторгнуться в свою бывшую буферную зону, которая позже была захвачена новым владельцем. Другой вариант возможен в том случае, если холостая самка появляется очень быстро вслед за установлением территории, пока еще пограничные рубежи окончательно не стабилизировались. Важно заметить, что все три типа нарушения границ (самкой, самцом-хозяином и самцом-соседом) являются, скорее, исключением из правила, нежели правилом, и обычно весьма кратковременны.

Мы наблюдали полную последовательность образования пар 8 раз. При этом было отмечено лишь 3 случая вторжения самцов с соседних территорий, в одном из которых самец, образующий пару, напал на пришельца и после короткой драки изгнал его в течение 40 сек. В двух других эпизодах после коротких совместных погонь двух самцов за самкой пришелец ретировался в течение 1 мин. Кроме того, наблюдалось 4 вылета хозяина территории на участки соседей вслед за самкой, еще не знакомой с конфигурацией границ. В одном из этих случаев причина заключалась в недостаточной стабилизации границ, поскольку самец, образовывавший пару, вселился на свою территорию менее чем за сутки до появления самки. В четырех других случаях холостой самец в погоне за пришлой самкой не преследовал ее, когда она вылетала за пределы его участка, а стремился возвратиться в свою сердцевинную зону непосредственно от пограничной линии или после весьма кратковременного залета на самый край соседней территории. Самки могут вторгаться на территорию, где идет образование пары, или если они холосты или же когда они сопровождают своего самца. Нам известно только по одному случаю того и другого рода.

Самка нередко сопровождает самца, когда тот патрулирует свою границу в ответ на приближение к ней соседнего самца или пары. После сближения соперников у границы, которое сопровождается взаимными угрозами или короткой дракой, самец нередко

нападает на свою самку. Это наблюдалось в 18 (41,2%) из 43 пограничных конфликтов, в которых наравне с самцами принимали участие одна или обе самки. Всего отмечено 25 актов нападения самцов на свою самку. Такая же переадресованная реакция неизменно следует за нападением самца-собственника территории на другого самца в клетке, поставленной в центре этой территории. Этот эксперимент был проведен с 3 зимующими парами в южном Узбекистане в октябре 1973 г. с одним и тем же результатом: соответственно, 2, 2 и 1 нападения самца на свою самку после попытки напасть на самца в клетке. Вблизи границы территории такое поведение может служить для дополнительного закрепления негативной реакции самки к близости чужой территории. Поскольку самка при пограничных конфликтах пар держится обычно позади своего самца, он нападает на нее со стороны границы, как бы отгоняя самку в глубь своей территории, куда она обычно и ретируется.

Реакция самца на самок из соседних пар. Как холостые самцы, так и самцы-члены пар могут проявлять интерес к самке из соседней пары много времени спустя после ее формирования. Как правило, самец пытается приблизиться к чужой самке, когда она оказывается вблизи его границы. Однако самец в большинстве случаев не пересекает границу даже при отсутствии поблизости самца-соседа. На протяжении 4 *ч* наблюдений за 2 соседними парами, из которых одна только что образовалась (№ 12), а во второй самка уже приступила к насиживанию (№ 13), самец № 13 трижды пытался контактировать с самкой № 12 на краю ее территории и один раз – ближе к центру ее участка. Нередко самец адресует свои демонстрации самке, живущей на соседней территории, через пограничный коридор. Иногда при этом самец-член другой пары не сближается с демонстрирующим самцом и не угрожает ему, но пытается напасть на свою самку со стороны границы и отогнать ее в глубь своей территории, подальше от самца-соперника.

Таким образом, для пространственной структуры популяции чернобокой каменки характерны следующие основные черты: 1) строгая: территориальность особей обоих полов; 2) полное совпадение индивидуальных участков обоих членов пары; 3) избегание самкой контактов с чужими самцами; 4) отсутствие зон, попеременно используемых соседними парами, т. е. полное взаимоисключение территорий – как в двумерном наземном измерении, так и в трехмерном воздушном; 5) использование местных ориентиров для точной маркировки границ. По всем этим признакам территориальность чернобокой каменки существенно отличается от таковой у плешанки.

Агрессивное и территориальное поведение плешанки

Среди видов рода *Oenanthe* плешанка характеризуется умеренной агрессивностью как в гнездовой сезон, так и в период пролета и зимовок. На-крайнем юге СССР (в предгорьях хребтов Копетдаг и Кугитанг) первые пролетные самцы появляются весной заметно раньше самок. Часть самцов с момента прилета придерживается постоянных участков обитания, на которых они позже гнездятся. Другие самцы перемещаются к северу, иногда задерживаясь на одном месте на 2–3 дня. Участки самцов в это время не имеют сколько-нибудь определенных границ, широко перекрываются и не охраняются. Каждый самец может перемещаться в радиусе 200-300 м близ основного, постоянного или временного центра своей активности. Нередко 2–4 самца держатся неподалеку друг от друга, иногда на расстоянии не более 15–20 м. Во время крайне редких конфликтов они могут сближаться и. сидят на одном камне или кусте несколько секунд без явных признаков антагонизма. За 42 дня наблюдений на весеннем пролете мы отмечали взаимный антагонизм между самцами только 8 раз. Такая же картина наблюдается и осенью (одно нападение взрослого самца на молодую птицу за 6 дней наблюдений). И

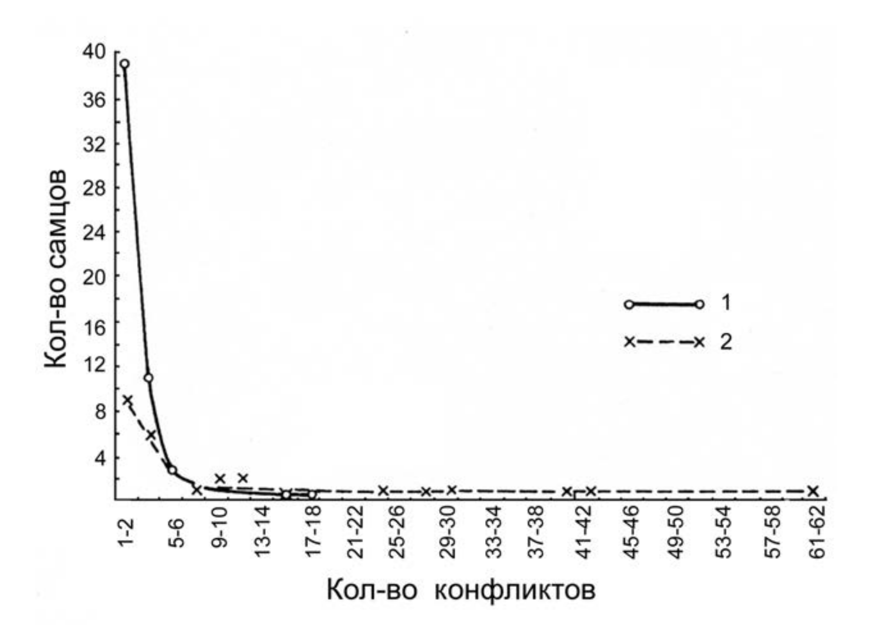


Рис. 3. Число конфликтов в расчете на одного самца у плешанки O. *pleschanka (*1) и чернобокой каменки *O. finschii* (2).

весной и осенью существует явная тенденция к концентрации плешанок и к их совместному передвижению. С началом гнездового сезона зоны перекрывания соседних участков заметно сокращаются – тем сильнее, чем выше плотность, населения плешанок в данном месте. Наиболее явное отличие пространственной структуры популяции плешанки от таковой у чернобокой каменки состоит в отсутствии четко обозначенных отрезков границ: эпизодические конфликты между соседними самцами происходят в зоне совместного использования, которая тем шире, чем крупнее соседние территории (рис. 1*Б).* Таким образом, вместо ничейных зон между крупными территориями у чернобокой каменки, у плешанки здесь локализованы зоны совместного, поочередного их использования.

Конфликты между самцами приурочены не только к этой широкой нейтральной полосе. Около половины всех конфликтов (49.5%) имели .место ближе к центрам активности пар, что связано с отсутствием строгих территориальных запретов и, соответственно, с возможностью залетов самца и самки в сердцевинную зону соседних пар. Основные различия в характере территориального поведения самцов чернобокой каменки и плешанки показаны на рис. 3 и в табл. 2. Мы видим, что конфликты между самцами плешанки происходят примерно в 4 раза реже, чем у чернобокой каменки. Сами эти конфликты обычно непродолжительны и, как правило, исчерпываются некоторым сближением соперников, поведение которых при этом мало демонстративно. Совершая продолжительные демонстративные полеты, собственник участка (особенно небольшого) обычно далеко вылетает за пределы «вертикального окаймления» своей территории и подолгу летает над участками соседних пар. Надо заметить, что у плешанки эти полеты совершаются на гораздо большей высоте (в среднем), чем у чернобокой каменки.

Пространственно ориентированное поведение самок. Самки плешанки еще менее агрессивны, чем самцы. Антагонизм самок по отношению друг к другу отмечен только

Таблица 2. Некоторые различия в территориальном и агрессивном поведении чернобокой каменки *O. finschii* и плешанки *O. pleschanka*

Виды	Время наблюдений, *ч*	Общее кол-во зарегистрированных конфликтов	Число пограничных конфликтов типа «патрулирования» и % от общего числа конфликтов	Число конфликтов с проявлениями открытой агрессивности (нападения, драки) и % от общего числа конфликтов	Количество драк	Кол-во самцов в экспериментальной популяции	Кол-во индивидуально опознанных самцов, принимавших участие в конфликтах, в % от общего числа самцов в экспериментальной популяции	Кол-во индивидуально опознанных самцов, участвовавших в драках, в % от числа самцов, участвовавших во всех конфликтах	Число конфликтов на одного самца (из числа участвовавших в конфликтах) в один *ч*	Число конфликтов на одного самца экспериментальной популяции в один *ч*
O. finschii	207	178	162 (91.1%)	29 (16.3%)	26	38	30 (78.9%)	14 (46.6%)	0.028	0.023
O. pleschanka	198	91	56 (50.5%)	15 (16.4%)	10	135	70 (51.8%)	11 (15.7%)	0.007	0.004

7 раз за 198 *ч* наблюдений. Обычно эти конфликты исчерпываются сближением, и только дважды наблюдались реакции, характерные для агрессивного поведения самцов. Самки практически не принимают участия в охране участка обитания пары. Они весьма терпимы и к близости чужих самцов, свободно перемещаются за пределами сердцевинной зоны своего самца и довольно часто оказываются вблизи сердцевинных зон соседних пар, где могут принимать ухаживание со стороны самцов – хозяев этих участков. Этому способствует тот факт, что поведение самца и самки из пары в общем мало согласовано, и вскоре после образования пары они перемещаются по своему общему участку (или за его пределами) независимо друг от друга. Известно 6 достоверных случаев длительного пребывания самок из пар на соседних участках, где они свободно кормились и принимали ухаживание (в четырех эпизодах) со стороны «чужих» самцов.

Самки плешанки терпимы к одновременному присутствию двух самцов – как при длительных конфликтах между самцами во время распределения участков (8 случаев), так и в момент образования пар, когда за самкой пытаются одновременно ухаживать два самца (3 случая). В ходе распределения участков (длительностью от 3 до 7 *ч*) самка кормится между конфликтующими самцами и не обращает на них почти никакого внимания (как и они на нее). В случае появления холостой самки вблизи участков двух соседних холостых самцов, все пограничные рубежи между этими участками перестают служить своей цели, и оба самца преследуют самку на обобщенном участке, обычно не проявляя антагонизма друг к другу. Это может продолжаться 3 *ч* и более, после чего самка остается с тем самцом, к участку которого она с самого начала более тяготеет. Иногда в погоню включаются также 1–2 самца с соседних участков, даже если эти самцы уже в парах. Самка терпима также к ухаживанию чужого самца, проникающего в сердцевинную зону участка данной самки.

Отсутствие у самок плешанки выраженного территориального поведения обусловлено не только их малой агрессивностью, но и тем обстоятельством, что самец не знает точных границ своей территории, что исключает возможность обучения самки путем подражания партнеру.

Нарушение границ соседних участков во время образования пар. Мы наблюдали 6 случаев образования пар у самцов плешанки и один – у самца испанской каменки. Во всех этих эпизодах отмечены нарушения границ со стороны особей соседних пар: 9 раз вторгались самцы и 2 раза – самки. Самцы, на участках которых происходило образование пар, обычно не проявляли открытой агрессивности к пришлым самцам и продолжали ухаживать за самкой вместе с пришельцем. Лишь в одном случае отмечена короткая драка хозяина с нарушителем границы. Максимальное время пребывания пришлого самца – 20 мин. Пришлые самцы были, как правило, уже в парах, и вскоре после залета в чужую сердцевинную зону теряли интерес к ситуации и сами отходили на свои участки. Известен один случай, когда самка с соседнего участка держалась в районе образования новой пары на протяжении всего этого процесса – около часа с небольшими промежутками. Обе самки не проявляли друг к другу агрессивности и были поочередно преследуемы самцом-хозяином участка.

Все это указывает на высокую терпимость плешанки к повышенной плотности, что благоприятствует вселению этого вида в местообитание, уже занятое популяцией близкого вида.

Пространственные взаимоотношения между чернобокой каменкой и плешанкой в их общих местообитаниях

Поведенческие реакции при взаимодействии особей двух видов. Такие взаимодействия неизменно подчиняются единой схеме: попытка более или менее активного нападения со стороны чернобокой каменки и уход от взаимодействия со стороны плешанки. Самцы чернобокой каменки иногда демонстрируют элементы демонстративного агрессивного поведения, тогда как для плешанки в этих ситуациях характерно поведение беспокойства, аналогичное реакции на приближение человека к гнезду с кладкой или с птенцами. Плешанки, подвергающиеся нападению чернобокой каменки, никогда не улетают далеко. Обычно они отлетают на 3-10 м и сидят здесь в ожидании следующего нападения. Нападения обычно следуют друг за другом сериями.

Всего зарегистрированы 142 случая агрессии чернобоких каменок в отношении плешанок. Из 68 серий, отмеченных на маршрутах к представляющих однотипную выборку, 64 осуществлены самцами чернобокой каменки (37 серий нападения на самцов плешанок и 27–на самок), и только 4 – самками чернобокой каменки (по два на самцов и самок плешанки). Редкость нападений со стороны самок чернобокой каменки связана, видимо, с тем обстоятельством, что к началу прилета плешанок основная часть самок чернобокой каменки завершают яйцекладку и приступает к насиживанию. Вероятно, этим же отчасти объясняется и высокий процент (39.7%) нападений самцов чернобокой каменки, лишенных общества собственных самок, на самок плешанки. Эти нападения могут быть стимулированы не только агрессивными, но и сексуальными мотивациями (в связи с относительным сходством окраски самок обоих видов).

Процесс вселения плешанок в местообитания чернобокой каменки и значение процессов привыкания к стимулу у обоих видов. Существование слабо охраняемых краевых зон между крупными территориями чернобокой каменки облегчает вселение немногочисленных передовых самцов плешанки. Они концентрируются вдоль верхнего края чинков и вдоль границ крупных территорий чернобокой каменки, где агрессивность самцов последнего вида минимальна (рис. 4). В этих местах были локализованы центры активности 13 самцов плешанки из 16, прибывших в район, обозначенный на этом плане, к 12 апреля. Плешанки и здесь подвергаются нападениям со стороны тех самцов чернобокой каменки, близ границ которых пришельцы обосновались. Однако

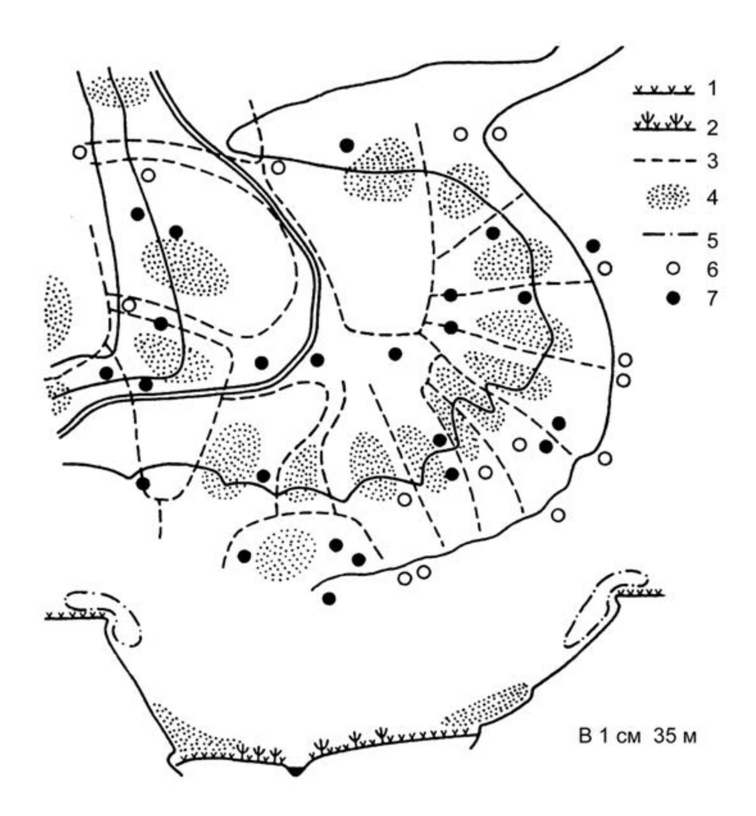


Рис. 4. Вселение самцов плешанки в местообитания чернобокой каменки.
А – в плане, *Б* – в вертикальном сечении; 1 – травянистая растительность, 2 – кусты тамариска, 3 – границы территорий чернобокой каменки O. *finschii*, 4 – сердцевинные зоны территорий *O. finschii*, 5 – центры активности плешанки *O. pleschanka*, 6 – самцы *O. pleschanka*, вселившиеся к 12 апреля; 7 – самцы O. *pleschanka*, вселившиеся к 26 апреля.

индифферентная реакция плешанки на нападения и ее способность широко перемещаться в поисках пищи – все это позволяет первым самцам плешанки закрепиться в однажды избранном месте. После многократных попыток самца чернобокой каменки изгнать пришельца он все реже реагирует на его присутствие – так же, как ранее переставал конфликтовать с самцами своего вида, отторгнувшими у него часть его буферной зоны. На этой стадии возможно вселение нового самца плешанки, уже ближе к центру территории данного самца чернобокой каменки. Таким образом, вновь прибывающие самцы плешанки проникают в самый центр местообитания чернобоких каменок. Процесс инвазии плешанок с периферии территории чернобокой каменки до ее сердцевинной зоны изображен на рис. 5.

При вселении первых плешанок (самцов №№ 1 и 1*А*), которое сопровождалось длительным конфликтом между ними из-за сфер влияния, оба эти самца подвергались неоднократным нападениям со стороны самцов № 4 и 5 чернобокой каменки. Спустя 10 дней, при вселении самца плешанки № 21, за 3 *ч* 10 *мин* отмечено 23 нападения на него со стороны самца чернобокой каменки № 5 (6 серий, включавших в себя от 1 до 6 нападений с промежутками между сериями от 20 до 58 *мин*; в среднем 7.4 нападений в час). Еще через 3 дня, при вселении самца плешанки № 37, отмечено уже только 3 нападения на него за 2 *ч* 30 *мин* (1.2 нападения в час) и 5 нападений на самку плешанки № 21 (т.е. в общей сложности 2.0 нападения в час против 7.4 нападений 20.IV).

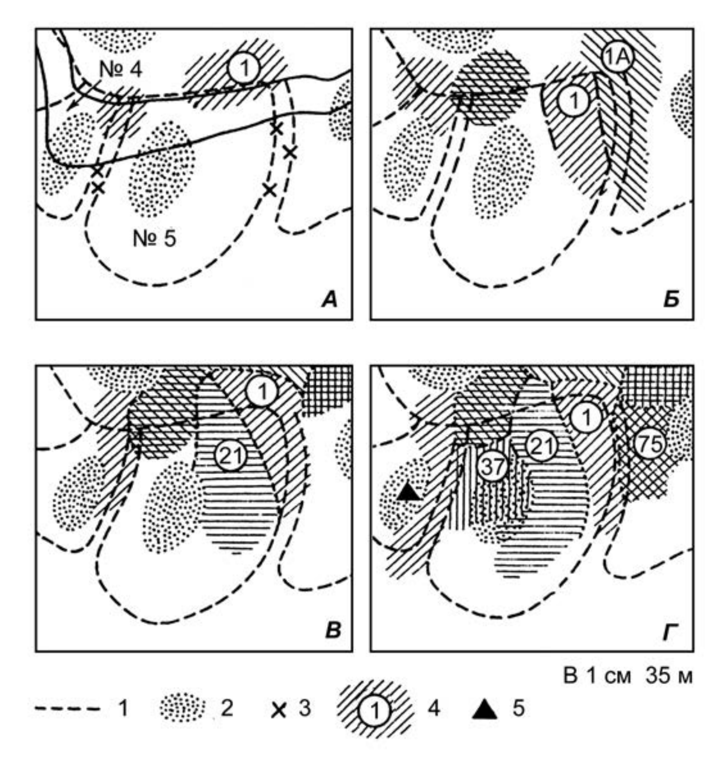


Рис. 5. Последовательные этапы вселения плешанок *O. pleschanka* на территории самцов № 4 и 5 чернобокой каменки O. *finschii.*

А – 8 апреля, *Б* – 10 апреля, *В* – 20 апреля, *Г* – 23 апреля и позднее; 1, 2 – как на рис. 4; 3 – эпизодические конфликты между самцами *O. finschii* в ничейных зонах, 4 – номер вселяющихся самцов *O. pleschanka,* упомянутых в тексте (участки разных самцов даны разной штриховкой), 5 – место неудавшейся попытки вселения самца испанской каменки (см. текст).

Эффект привыкания самца чернобокой каменки к присутствию плешанок на его территории очевиден. Однако попытка вселения плешанки непосредственно в сердцевинную зону территории чернобокой каменки может оказаться неудачной. Так, 23 апреля мы наблюдали попытку вселения самца испанской каменки в центр территории самца чернобокой каменки № 4 (рис. 5). При первом появлении пришельца последовала сплошная серия нападений со стороны хозяина территории, продолжавшаяся без перерыва 25 мин. Пришлый самец покинул это место и вновь попытался вселиться сюда же еще через 50 мин, но был изгнан окончательно. Важно заметить, что этот самец испанской каменки не подвергся ни одному нападению со стороны пары плешанок, рядом с участком которых он пытался закрепиться.

Таким образом, присутствие самцов чернобокой каменки, продолжающих третировать плешанок (хотя и с меньшей интенсивностью) на протяжении всего гнездового цикла, является фактором, до известной степени регулирующим плотность населения плешанок.

Заключение

Резкие различия в территориальном поведении двух изученных видов можно объяснить, исходя из анализа их годовых циклов и, возможно, истории их расселения. Локализация зимовок чернобокой каменки на юге умеренной зоны может приводить к дефи-

циту кормов в зимний период. О такой возможности свидетельствует тот факт, что весной 1972 г., после суровой зимы, чернобокая каменка практически отсутствовала в тех районах Копетдага, где в прошлые годы она была фоновым видом. Вероятно, зимующие популяции сильно пострадали от бескормицы при частых снегопадах. Дефицит кормов на зимовках и в ранневесенний период размножения может способствовать отбору на повышенную агрессивность. Строгая территориальность служит, вероятно, мощным фактором стабилизации численности вида, которая заметно ниже численности плешанки.

Отсутствие дифференцированных механизмов территориальности у плешанки (вида перелетного, зимующего в тропиках) допускает существенные повышения плотности и численности в благоприятные годы. Высокая стенобионтность вида в сочетании с потенциями к высокой продуктивности популяций может быть ответственна за широкое расселение плешанки к востоку и к северу из предкового ареала в Средиземноморье (Panow, 1974). В ходе этого расселения плешанка была вынуждена вселяться в ареалы рано гнездящихся и высоко агрессивных близких видов (O. *finschii, O. xanthoprymna, O. picata, O. isabellina*). Это могло способствовать отбору на пониженную агрессивность и на терпимость к высокой плотности. В результате выработалась особая социальная стратегия, благоприятствующая вселению в местообитания близкого агрессивного вида, стремящегося воспрепятствовать этой инвазии.

Явная тенденция к межвидовому взаимоисключению наблюдается лишь на первых этапах вселения плешанки. Эффект привыкания, который мы наблюдаем у чернобоких каменок, служит, таким образом, не только фактором снижения внутривидовой агрессивности (Petrinovich, 1973), но и способствует совместному использованию местообитания двумя близкими видами. Привыкание должно происходить тем быстрее, чем выше численность вселяющегося вида. Таким образом, вопреки гипотезе, предполагающей усиление конкуренции между видами, напряженность межвидовых территориальных отношений снижается. При высокой численности рассмотренных видов межвидовая территориальность не может служить эффективным механизмом их пространственного рассредоточения и, вероятно, не в состоянии регулировать напряженность пищевой конкуренции. Можно думать, что запасы пищи не являются в данном случае фактором, лимитирующим численность смешанной популяции. Главным потенциальным регулятором в подобной ситуации остается внутривидовое территориальное поведение, ограничивающее численность каждого данного вида независимо и в разных масштабах.

Литература

Панов Е.Н. 1972. О совместном обитании и взаимоотношениях пустынных снегирей (*Bucanetes githagineus* Licht., *B. mongolicus* Swinh.) в Закавказье. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы 77*(*4): 86-94.

Панов Е.Н. 1973. Птицы южного Приморья. Новосибирск: Наука. 376 с.

Catchpole C.K. 1972. A comparative study of territory in the reed warbler *(Acrocephalus scirpaceus*) and sedge warbler (*A. schoenobaenus*). J. Zool. Ldn. 166(3): 213-231.

Catchpole C.K. 1973. Conditions of co-existence in sympatric breeding populations of *Acrocephalus* warblers. J. Animal. Ecol. 42(3): 623-635.

Lack D. 1971. Ecological isolation in birds. Oxford, Edinburgh: Blackwell Scientific Publications.

Panow E.N. 1974. Die Steinschmдtzer des nцrdlichen Palдarktis. Gattung *Oenanthe*. Die Neue Brehm-Bьcherei № 482. Wittenberg Lutherstadt. 128 S.

Petrinovich L. 1973. Habituation to territorial song in the whitecrowned sparrow (*Zonotrichia leucophris*). Behav. Biol. 5(6): 743-748.

20. Качество индивидуальных территорий и успех самцов при образовании пар у черной каменки (*Oenanthe picata*)[1]

Особи, слагающие популяцию, размножаются более или менее асинхронно. В частности, у моногамных видов птиц сроки начала яйцекладки у разных пар могут на протяжении одного сезона размножения отличаться на месяц и более. Неоднократно высказывалась мысль о том, что парам, приступающим к размножению в ранние сроки, гарантирован больший репродуктивный успех по сравнению с парами, запаздывающими с началом яйцекладки (Coulson, 1965; Fretwell, 1969; O'Donald, 1972; и многие другие). Важным фактором, обусловливающим асинхронность гнездования, служит неодновременность образования пар.

Как известно, у большинства видов территориальных воробьиных самцы прилетают на места гнездования первыми, занимают территории и пытаются привлечь в их пределы позже прилетающих самок. У самцов, занявших территории одновременно или почти одновременно, даты образования пар могут иногда разниться на месяц. Некоторые самцы вообще остаются холостыми и не приступают к размножению. Эти факты могут свидетельствовать о том, что самки отдают предпочтение одним самцам и отвергают других. Каковы же факторы, ответственные за подобную селекцию?

По мнению Дарвина (1939), успех самцов у самок определяется «…прелестью их пения, их красотой или их способностью к ухаживанию». Сходной точки зрения придерживаются и некоторые современные последователи теории полового отбора, в частности, Давиташвили (1961). Этот исследователь вводит понятие «перигамические признаки», обозначая ими структуры и формы поведения, используемые самцами для взаимной борьбы из-за самок и для их привлечения.

В последние годы все чаще высказывается мнение, что селективная реакция самок на самцов может быть обусловлена не только (а может быть, не столько) различиями в облике и поведении последних, сколько качеством их территорий (Verner, 1964; Zimmerman, 1966). Большая или меньшая привлекательность той или иной территории определяется у разных видов разными группами факторов, зависящими от экологической специфики вида. Например, у американской спизеллы *Spizella arborea* территории моногамных и бигамных самцов отличаются от территорий холостяков заметно большим развитием кустарниковой растительности и ее средней высотой (Zimmerman, 1966). У дальневосточной дроздовидной камышовки *Acrocephalus arundinaceus* первыми образуют пары те самцы, территории которых включают в себя густые заросли ивняка, тогда как владельцы территорий с редким кустарником приобретают самок в последнюю очередь (Панов, 1973). У обоих этих видов качественность индивидуальных территорий несомненно определяется количеством убежищ, пригодных для укрытия гнезда и гарантирующих репродуктивный успех самки.

Мысль о неравноценности территорий, абонированных разными самцами и дифференцированно оцениваемых самками, дает возможность оценить количественно, во-первых, репродуктивные потенции отдельных самцов и, во-вторых, селективные способности самок. Задача этого исследования состояла в том, чтобы установить, в какой мере селективная реакция самки определяется специфическими особенностями самцовых территорий, посещаемых ею при поисках брачного партнера. Исследовалась смешанная популяция черной каменки, включающая самцов трех разных вариантов окраски (рис. 1). Последнее обстоятельство позволяет сделать некоторые выводы по поводу относительной важности для самок перигамических признаков самцов (поведение и характер брачного наряда), с одной стороны, и качества их территорий, с другой.

---

[1] Е.Н. Панов, М.Д. Корзухин. Зоол. ж. 1987, 53(5): 737-746.

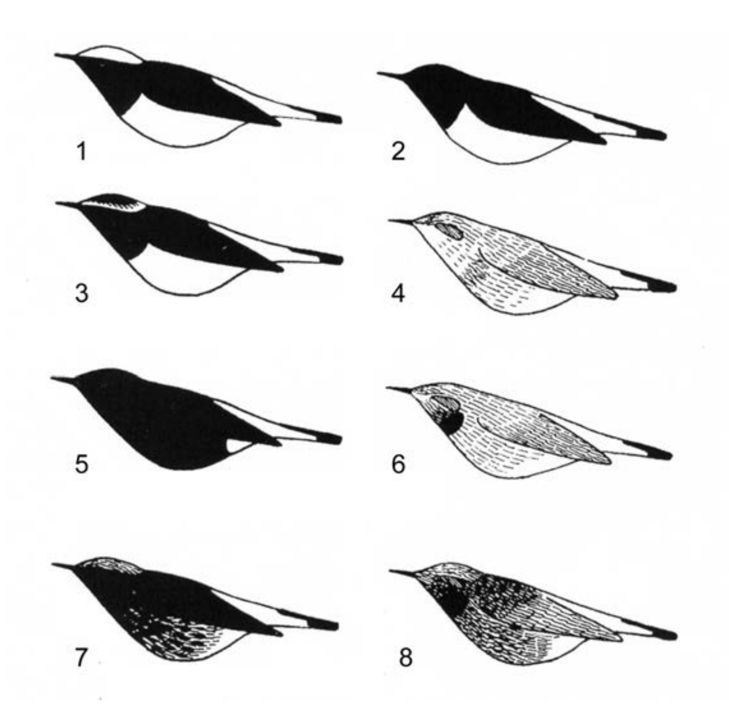


Рис. 1. Типы окраски самцов и самок в исследованной популяции. Самцы *capistrata:* 1 – фенотипически чистый; 2 – с признаками гибридизации; самцы *opistholeuca*: 3 – фенотипически чистый; 4 – с признаками гибридизации (так называемый «*opistholeuca evrelnowi*»; 5 – самец *picata;* 6 – самка *capistrata* молодая; 7 – то же, старше 1 года; 8 – самка гибридного типа *capistrata* × *opistholeuca.*

Объект исследования

Состав популяции

Состав популяции черной каменки в долине р. Шеробад в 90 км к северу от г. Термез неоднороден. Здесь обитают 3 разные формы, которые первоначально были описаны под видовыми названиями. Сейчас они рассматриваются одними систематиками как окрасочные морфы (Mayr, Stresemann, 1950), а другими – как подвиды одного вида. Тот факт, что имеются экземпляры, промежуточные по окраске между типичными вариантами, заставляет более внимательно обсудить вопрос, насколько правомерно относить данный случай к категории классического генетического полиморфизма (Шеппард, 1970: 61–62). По нашим данным, в исследованной популяции самцы с той или иной степенью развития промежуточных окрасок (в том числе и так называемый «*opistholeuca evreinowi*») составляют в разные годы от 16 до 21% от общего числа всех самцов. Анализ вопроса о систематическом статусе названных форм выходит за рамки этой статьи. Можно лишь полагать, что эти формы достигли такого уровня дивергенции, который еще недостаточен для установления репродуктивной изоляции, но при котором уже можно ожидать определенного уровня гомогамии (Panow, 1974). Иными словами, мы можем ожидать избирательной реакции некоторых определенных самок по отношению к самцам того или иного типа окраски.

Район наших исследований находится в центре ареала формы *Oenanthe picata capistrata.* Самцы этого типа составляли на экспериментальном участке 84.2% (32 сам-

ца из 38). Самцы типа *O. p. opistholeuca* составляли 13.2% (5 из 38) и самцы типа *O. p. picata* – 2,6% (1 из 38). Один самец типа *capistrata* и четыре типа *opistholeuca* имели явные признаки гибридного происхождения. Сильная изменчивость окраски самок (иногда, несомненно, возрастная, иногда связанная, вероятно, с гибридизацией) не позволяет произвести точный подсчет особей разных форм. Однако с высокой долей вероятности можно утверждать, что типичные самки *capistrata* составляли на экспериментальном участке не менее 90%. Все сказанное позволяло принять в качестве нулевой гипотезы, что самцы типа *capistrata* могут иметь, при прочих равных условиях, преимущество перед самцами других типов окраски.

Структура индивидуальной территории

Каждая территория, абонированная самцом, должна удовлетворять ряду условий, необходимых для успешного существования ее владельца (а позже – пары и выводка), для образования пары и размножения. Эти потребности обеспечиваются определенными структурными особенностями территории. Таковы: 1) кормовые угодья, представляющие собой низкотравные или лишенные сплошной травянистой растительности участки, расположенные на водоразделах (плоских или пологих); 2) песенные посты самца, представляющие собой возвышенные пункты, явно господствующие над остальной местностью; 3) вертикальные стенки речного каньона и отходящих от него оврагов, в нишах и щелях которых происходит копуляция и устраивается гнездо. Все эти характеристики территории допускают количественную оценку.

Механизм образования пар, копуляция и укрытия для гнезда

Можно предположить, что поведение самца и самки, лежащее в основе формирования пар у черной каменки, служит адаптивным механизмом, позволяющим самке оценивать качество территории самца. Демонстрируя свою территорию, самец перелетает особым ритуальным полетом с одного песенного поста на другой. Чем выше песенные посты и чем дальше они отстоят друг от друга, тем дольше, при прочих равных условиях, демонстрирующий самец находится в воздухе. Длина этих перелетов может служить для самки первым указанием на величину территории, занятой самцом. Наши наблюдения показывают, что самка, готовая к образованию пары, не останавливается сразу на определенной территории, а осматривает сначала несколько соседних территорий. Иногда она инспектирует их поочередно, бегло осматривая вертикальные стенки каньона и оврагов, а иногда перелетает высоко над землей.

Взаимодействия самца-владельца территории и инспектирующей ее самки включают 2 главных типа ритуалов. Первый состоит в том, что самец перелетает вдоль вертикальных стенок и демонстрирует самке все норы и ниши, которые могут служить местом для устройства гнезда (подробнее см. Panow, 1974). Второй ритуал включает в себя кратковременное сближение партнеров, за которым следует длительная погоня самца за самкой. В ходе этой погони самка может оценить размер территории и познакомиться с ее контурами. Дело в том, что как только самка, преследуемая хозяином территории, вылетает за границы последней, она оказывается в сфере владений соседнего самца, который также присоединяется к погоне. Такая ситуация, по-видимому, неприятна для самки, так как в эти моменты она круто ныряет вниз, прячется в первую попавшуюся щель и сидит там до тех пор, пока самец, на территории которого она находится, не прогонит второго самца на его участок. После этого самка выбирается из укрытия и осматривает эту территорию или же возвращается на предыдущую. Если инспектируемая территория мала, то в ходе ритуальных погонь самка часто оказывается за ее границами и столь же часто попадает в неблагоприятную ситуацию, когда ее

преследуют 2 самца или более. Обладатель такой территории приобретает самку в последнюю очередь (когда соседние самцы будут уже в парах и их сексуальная активность резко снизится) или вообще остается холостым.

Копуляция происходит через 2–3 недели после образования пары также на уступах или в нишах вертикальных стенок (см. Panow, 1974). Это обстоятельство вносит еще одно требование к качеству территории, которое может учитываться самкой в момент образования пары.

Наши данные показывают, что гнездам черной каменки угрожает ряд хищников. К ним относится лисица (*Vulpes vulpes*), которая раскапывает доступные ей гнездовые норы в лессовых обрывах, и различные виды змей, поедающих яйца и птенцов в гнездах. С этой точки зрения оптимальное положение гнезда – центральная часть достаточно высокой вертикальной стенки, лучше – с отрицательным уклоном. В этом случае гнездо почти недоступно ни снизу, ни сверху.

При гибели гнезда самка тут же приступает к новому циклу, и паре обычно удается успешно вырастить выводок со 2-й или 3-й попытки. Однако такая пара успевает за гнездовой сезон дать лишь один выводок, тогда как рано образовавшиеся пары, гнездящиеся без потерь, в норме выращивают за сезон два выводка (Бельская, 1965; наши данные). Таким образом, обладание достаточно большой территорией, в пределах которой находятся обширные по площади и богатые норами и нишами вертикальные стенки, гарантирует ее обладателям высокий репродуктивный успех и возможность внести максимальный генетический вклад в последующие генерации. Иными словами, рассмотренные аспекты территориального поведения служат, по-видимому, важным фактором внутрипопуляционного отбора.

Материал и методика

Имея в виду все сказанное, мы предприняли попытку количественной оценки двух параметров территорий (ее величины и площади вертикальных стенок, находящихся в ее пределах[2]) с тем, чтобы выяснить, имеет ли место корреляция между этими показателями, с одной стороны, и сроками образования пар, – с другой. Была измерена общая площадь вертикальных стенок 34 территорий на экспериментальном участке величиной около 2 км^2 (рис. 2) и, кроме того, еще 4 территории самцов типа *opistholeuca* (3 из них – с явными признаками гибридного происхождения). Ряд дополнительных сведений получен при более поверхностном анализе 14 территорий, расположенных в несколько ином типе ландшафта. Территорию измеряли шагами. Длину и высоту вертикальных стенок оценивали глазомерно. Контрольные измерения позволяют полагать, что ошибка измерений не превышает 20%.

Сроки образования пар фиксировали в ходе ежедневных маршрутных учетов с 6 по 29 марта 1973 г. В тех случаях, когда не удавалось точно зафиксировать дату образования пары, она устанавливалась приближенно, как середина интервала между последним днем наблюдения холостого самца и днем, когда на его территории впервые отмечена самка. Даты образования пар, сформировавшихся до начала наших наблюдений, удалось ориентировочно установить лишь в тех немногих случаях, когда мы могли получить сведения о фазе репродуктивного цикла, в которой позже находилась данная пара. Известно, что самка обычно приступает к гнездостроению на 7–10-й день после образования лары и строит гнездо около недели.

---

[2] Площадь вертикальных поверхностей стенок не входит в общую площадь территории.

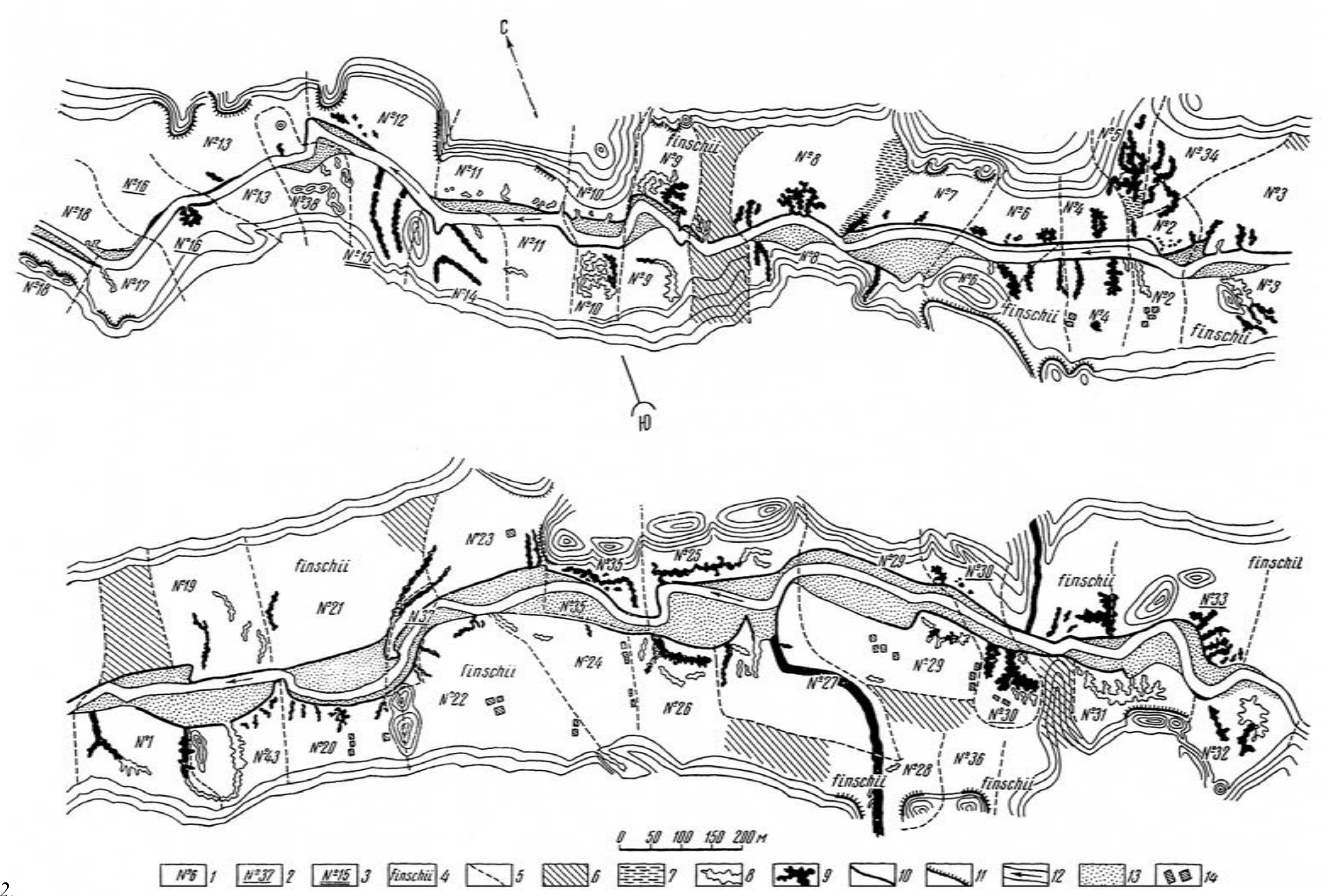

С
Ю
finschii
0 50 100 150 200 м
№6 1
№37 2
№15 3
finschii 4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

Рис. 2.

Результаты и обсуждение

На основании данных, полученных при исследовании 38 территорий, были подсчитаны коэффициенты корреляции между следующими 3 переменными: 1) величиной территории (S_o), 2) площадью вертикальных стенок, находящихся в пределах территории (S_1) и 3) датой образования пары на данной территории (t).

Корреляции между переменными 1 и 3 и между переменными 2 и 3 оказались примерно одинаковыми. Коэффициенты корреляции для экспериментальной популяции в целом равны соответственно –0.29 и –0.36 (рис. 3). При 90%-ном уровне значимости границы доверительного интервала равны примерно –0,6 и –0,1. Оба коэффициента отличны от 0 при 95%-ном уровне значимости. Коэффициент тройной корреляции равен –0.4. Соотношения между 2 исследованными характеристиками территорий (переменные 1 и 2) выражаются коэффициентом корреляции +0.45.

Отдельно были высчитаны коэффициенты корреляции между переменными 1 и 3 и переменными 2 и 3 для 8 пар с самцами типа *opistholeuca.* Они равны соответственно –0.18 и –0.49. В отличие от коэффициентов корреляции, полученных для выборки в целом, они не отличаются достоверно от нуля.

Полученные коэффициенты корреляции указывают на достоверное существование связи между качеством территории и временем образования пар. Однако эта зависимость неоднозначна. Поэтому необходимо обсудить возможность воздействия на селективные реакции самок ряда других факторов и побочных обстоятельств.

В первом приближении предполагается, что мозаика территорий самцов в том виде, в котором мы ее видим к концу исследований, формируется в некий начальный момент времени и существует в таком состоянии на протяжении всего длительного периода образования пар. В действительности же она формируется не сразу, а постепенно. Можно усомниться в том, что самцы, прилетающие на места гнездования ранее всех прочих, неизменно захватят самые лучшие территории (несомненно лишь то, что самцы, прилетающие последними, вынуждены довольствоваться худшими территориями). Если встать на эту точку зрения, то окажется, что наиболее рано прилетающие самки вынуждены присоединиться к немногим уже прилетевшим самцам, независимо от качества территорий последних (это качество, как видно из рис. 3, почти всегда выше среднего, но далеко не всегда оптимально).

Несомненно, что селективная реакция самцов и самок старше года, которые уже гнездились в этой местности, во многих случаях определяется их прошлыми привязанностями. Известно, что особи, однажды гнездившиеся на данной территории, стремятся занять ее и в последующие годы. Этот территориальный консерватизм в ряде случаев может играть роль фактора, противодействующего способности особей адекватно оценивать перспективность разных территорий и. соответственно оставаться на лучших из них. Звездочками на рис. 3 обозначены пары, самки в которых почти несомненно гнездятся не первый раз в жизни.

Другой нивелирующий фактор состоит в большой протяженности мозаики территорий самцов, в силу чего самка, готовая к образованию пары, вынуждена делать выбор между немногими территориями, расположенными по соседству. Если все эти террито-

---

Рис. 2. Территории 38 самцов черной каменки на экспериментальном участке площадью около 2 км^2.

1 – номера самцов типа *capistrata;* 2 – то же, *opistholeuca;* 3 – то же, *picata;* 4 – пары близкого вида *Oe. finschii* (не пронумерованы); 5 – границы территорий; 6 – нейтральные участки; 7 – зоны совместного или поочередного использования; 8 – овраги глубиной менее 2 м; 9 – овраги глубиной 2 м и более; 10 – лессовые обрывы высотой более 2 м; 11 – скальные стенки высотой более 2 м; 12 – русло реки; 13 – пойма; 14 – кошары, служащие песенными постами самцов.

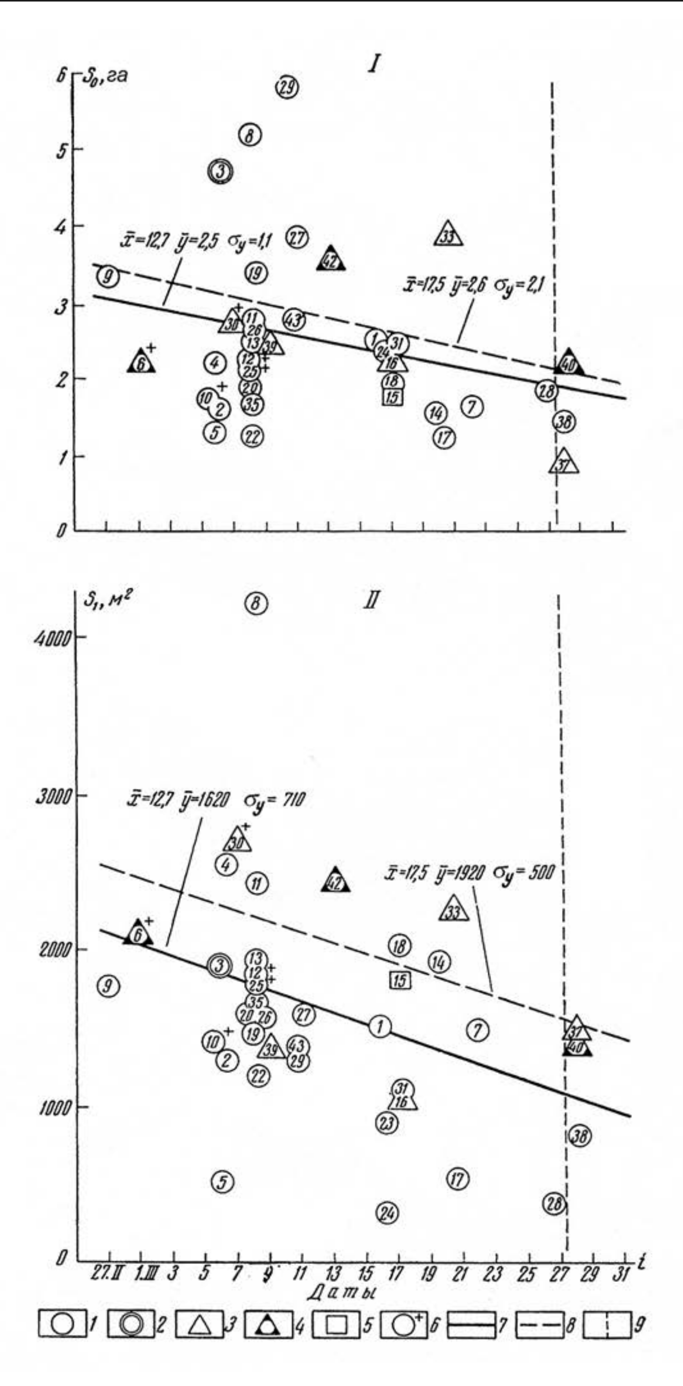


Рис 3. Зависимость сроков образования пар от площади отдельных территорий (I) и площади вертикальных поверхностей на них (II).
1–5 – фенотипы самцов (см. соответствующие обозначения на рис. 1); 6 – пары с самками заведомо старше 1 года; 7 – прямая линейной регрессии для исследованной выборки в целом, 8 – прямая линейной регрессии для 8 пар с самцами типа *opisiholeuca;* 9 – самцы, номера которых стоят правее этой прямой, остались холостыми до конца периода наблюдений. Номера всех самцов соответствуют номерам на рис. 2.

рии субоптимальны, то самка, естественно, остановится на лучшей из них, но не лучшей из всех свободных в данный момент. Тот факт, что популяция черных каменок в долине р. Шеробад занимает два различных типа местообитаний (лессовые каньоны и овраги, с одной стороны, и каменистые ущелья, с другой) подтверждает допущение, что селективные реакции самок достаточно лабильны и допускают быструю смену оценочных установок. Можно думать, что реакции самок не всегда зависят от абсолютных величин рассмотренных параметров территории, но и от их соотношения. Если на небольшой территории имеются овраги, площадь стенок которых сравнительно невелика, но сами овраги занимают существенную часть всей территории, то такая территория может иметь в глазах самки преимущество перед другими, более обширными территориями с большей площадью вертикальных поверхностей. Примером может служить территория № 5 (рис. 2).

Важный вопрос об относительной роли перигамических признаков самца (окраска и демонстративное поведение) и качества его территории как факторов, определяющих селективные реакции самок, не может быть решен однозначно. Несомненно, что максимальное развитие перигамических признаков не позволяет компенсировать недостатки территории, если они превышают некий допустимый уровень. В качестве наиболее яркой иллюстрации можно привести наблюдения за самцом № 38. Он появился на экспериментальном участке поздно (16 марта), когда все пригодные территории были уже заняты, и вынужден был довольствоваться узкой полоской земли между территориями пар № 12 и 13 и самца *picata* № 15. На протяжении всего последующего периода наблюдений самец № 38 выделялся среди других максимальной песенной активностью и интенсивностью воздушных демонстраций. Окрашен он был по типу *capistrata,* а яркостью оперения не уступал прочим самцам того же типа. Несмотря на все это, самец № 38 не имел никакого успеха у прилетающих самок. В ближайших окрестностях его территории 17 марта приобрел самку не только самец *capistrata* (№ 18), но и самцы типа *opistholeuca* (№ 16) и *picata* (№ 15). Самец № 38 оставался холостым до самого конца наблюдений – даже в тот период, когда вновь прилетающие самки претендовали на уже занятые территории, вступал в продолжительные конфликты с самками-обладательницами этих участков. Столкновения между самками, образовавшими пары и занявшими территории, и новыми претендентками на те же территории, отмечены 19 марта на территории № 9, 25 марта – на территории № 8 и 21 марта – на территории № 2.

Недостаточно высокий уровень мотивации, обусловливающий малую песенную активность самца и малую интенсивность его демонстраций при рекламировании территории и в момент образования пары – все это, несомненно, снижает шансы самца на успех, даже если он обладает очень хорошей территорией. 17 марта мы были свидетелями того, как самка после поочередного осмотра двух соседних территорий отдала предпочтение посредственной (хозяин – самец типа *capistrata* № 31), отвергнув очень хорошую территорию, находившуюся во владении самца *opistholeuca* № 33. Самка сначала долгое время осматривала первую территорию, затем неожиданно перелетела на вторую. Хозяин последней почти не демонстрировал брачные позы и довольно пассивно наблюдал за самкой, осматривавшей стенки многочисленных оврагов. Самец *capistrata* № 31, не желавший уступить самку соседу, семь раз вторгался на территорию последнего, пытаясь перегнать самку обратно на свой участок. Самец № 33 каждый раз изгонял пришельца, но на седьмой раз самцу № 31 все-таки удалось перегнать самку к себе, где она и осталась. Последующие несколько рейдов самца № 33 на территорию № 31 не увенчались успехом. Можно думать, что в основе неудачи самца № 33 лежит низкий уровень его мотивации, или же роль сыграла его окраска, «нетипичная» для популяции в целом.

Из рис. 3 следует, что образование пар у самцов типа *opistholeuca* в среднем сдвинуто на более поздние сроки, по сравнению с парами, самцы в которых принадлежат к типу *capistrata.* Кроме того, *opistholeuca* обладают в среднем лучшими территориями. Если предположить, что несколько более поздние сроки образования пар на территориях с самцами типа *opistholeuca* обусловлены не только их более поздним прилетом, но и их меньшим успехом у самок (большинство которых, как указывалось, принадлежат к типу *capistrata*)*,* то лучшие качества территорий самцов *opistholeuca* могут служить компенсацией их «нетипичной» окраски. Этот вопрос будет подробнее рассмотрен нами в другой работе, но материал для его окончательного решения пока недостаточен.

Можно лишь предположить, что более поздний прилет самцов типа *opistholeuca* и их меньший успех у самок препятствует более широкому распространению в исследованной популяции особей этого типа окраски.

Литература

Бельская Г.С. 1965. О количестве репродуктивных циклов у каменок в Туркмении. С. 23-24 в: Новости орнитологии. Алма-Ата: Наука.

Давиташвили Л.П., 1961. Теория полового отбора. М.: Наука. 536 с.

Дарвин Ч., 1939. Очерк 1844 года. С. 113-230 в: Сочинения 3. М.: Изд-во АН СССР.

Панов Е.Н. 1973. Птицы южного Приморья. Фауна, биология и поведение: Новосибирск: Наука. 374 с.

Шеппард Ф.М., 1970. Естественный отбор и наследственность. М.: Прогресс. 211 с.

Coulson J.C. 1965. The function of the pair bond in the kittiwake. Ibis 107(3): 427-438.

Fretwell S.D. 1969. The adjustment of birth rate to mortality in birds. Ibis 111(4): 624-627.

Mayr E., Stresemann E. 1950. Polymorphism in the chat genus *Oenanthe.* Evolution 4: 291-300.

O'Donald P. 1972. Sexual selection for colour phases in the arctic squa. Nature 238(5364): 403-404.

Panow E.N. 1974. Die Steinschmдtzer des nцrdlichen Palдarktis. Gattung *Oenanthe*. Die Neue Brehm-Bьcherei № 482. Wittenberg Lutherstadt. 128 S.

21. Влияние экологических и социальных факторов на репродуктивный успех у черноголового хохотуна (*Larus ichthyaetus*)[1]

В последние годы все больше внимания уделяется значению социальных факторов как регулятора процесса репродукции и их воздействию на конечный репродуктивный успех внутрипопуляционных группировок. Под социальными факторами понимают в первую очередь такие показатели, как уровни численности и плотности особей в группе, которые в значительной степени предопределяют характер отношений между ее членами (степень синхронности размножения, конкуренцию за пространство, напряженность агонистических взаимодействий и т.д.). Многие из этих характеристик, формирующих этологический облик вида, в той или иной степени детерминированы генетически. Однако поскольку реализуются они в конкретной экологической обстановке и так или иначе модифицируются ею, разделить сферы влияния социальных факторов и факторов среды возможно лишь с большой долей условности. Это ведет к весьма широкой изменчивости наблюдаемых нами событий, каждое из которых в известной степени неповторимо и уникально. В одной и той же географической точке в разные годы общая ситуация в колонии одного и того же вида может быть различной. Это необходимо иметь в виду, когда мы пытаемся сформулировать какие-либо достаточно общие выводы.

В настоящей работе мы попытаемся проиллюстрировать сказанное данными по гнездовой биологии черноголового хохотуна, уделив особое внимание вопросу о тесной взаимосвязи экологических и социальных детерминантов их репродуктивного успеха.

Основные исследования были проведены на о-ве Огурчинский в юго-восточном Каспии с 27.IV по 30. V 1983 и с 20.IV по 13.V 1984. Остров представляет собой узкую полоску суши, вытянутую в направлении с севера на юг. Длина его около 40 км, ширина в разных участках от 2 до 5 км. Преобладающий ландшафт – закрепленные пески с участками ракушечника в межбарханных понижениях. Западный берег представляет собой обширный песчаный пляж, пересеченный лагунами. В штормовую погоду прибой может заливать всю территорию пляжа. В 1983 г. весна была ранней и теплой, с единственным сильным штормом в середине мая. В позднюю и холодную весну 1984 г. господствовала неустойчивая ветреная погода, и неоднократно имели место шторма разной силы. В 1983 г. рыбы (кефаль, килька, атеринка) было меньше, чем обычно, а в 1984 г. кормовая база была обильной (Зыкова и др., 1986).

В поселениях черноголового хохотуна были учтены все гнезда и кладки и прослежен порядок вылупления птенцов в выводках. Птенцов взвешивали и измеряли у них длину цевки. Индивидуальные метки содержали информацию о принадлежности птенца к той или иной субколонии и о его относительном возрасте (вылупившийся из первого, второго или третьего яйца кладки). В некоторых случаях метка указывала также на принадлежность птенца к данному конкретному выводку. В качестве красителей использовали пикриновую кислоту, родомин и бриллиантовую зелень. На 3–4-й день жизни птенцов кольцевали стандартными кольцами. Окончательный абсолютный учет был проведен путем отлова птенцов в яслях. Поселения посещали с интервалом в 2–3 дня.

Часть данных получены в результате кратковременных наблюдений (28.IV–4.V 1980 г.) в поселении черноголового хохотуна на безымянном каменистом островке в заливе Кара-Богаз-Гол (30 км к югу от пос. Бекдаш).

На рис. 1 представлена схема расположения поселений черноголового хохотуна.

---

[1] Е.Н. Панов, Л.Ю. Зыкова. Зоол. ж. 1987 66(6): 883-894.

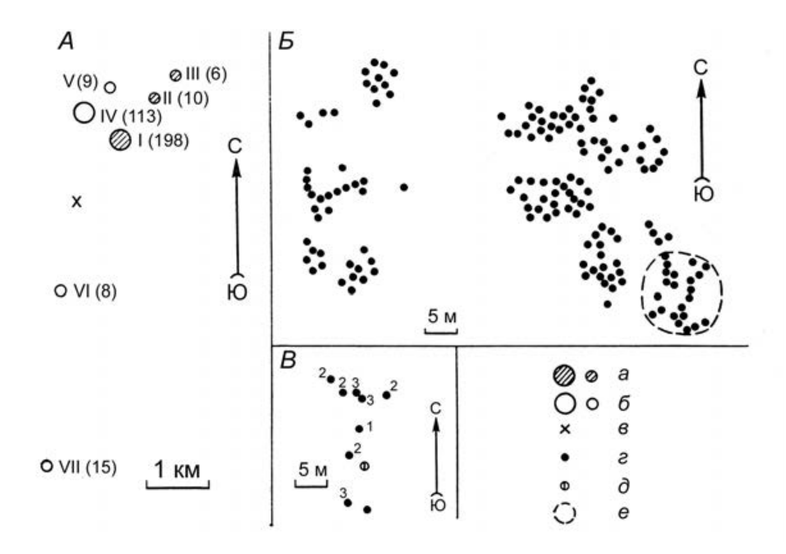


Рис. 1. Поселения черноголового хохотуна на о-ве Огурчинском: *А* – схематический план расположения поселений в 1983 и 1984 гг.; *Б* – план поселения I, 1983 г.; *В* – план поселения VI, 1984 г.; *а* – поселения в 1983 г., *б* – то же в 1984 г. (в скобках – число гнезд), *в* – одиночное гнездо, *г* – гнезда черноголовых хохотунов (цифры – число яиц в гнезде), *д* – гнездо хохотуньи, *е* – субколония, разоренная кошкой.

Для удобства изложения мы пользуемся сквозной нумерацией: поселения I–III – в 1983 г., IV–VII – в 1984 г.

Основные причины гибели яиц и птенцов

Наши предыдущие работы (Панов и др., 1980; Панов, Зыкова, 1982; Костина, Панов, 1982; Зыкова и др., 1985) были посвящены всевозможным эффектам дезорганизации, проистекающим из высокой плотности гнездования черноголового хохотуна и приводящим к высокой смертности птенцов на почве внутривидовой агрессивности. В дальнейшем выяснилось, что существенное влияние на репродуктивный успех поселения могут оказывать и другие факторы: 1) пониженная социальная стимуляция в условиях «недонаселения»; 2) воздействия со стороны наземных и пернатых хищников; 3) тотальная гибель гнездовых группировок от затопления. Первый из этих факторов может быть отнесен к категории социальных, два других – к факторам среды («экологическим»). Как мы попытаемся показать ниже, сферы действия тех и других тесно взаимосвязаны, а характер вытекающих отсюда последствий для популяции во многом зависит от того, какие именно из этих факторов и в каких сочетаниях действуют в данный момент. Более того, при одинаковых, казалось бы, сочетаниях нескольких действующих факторов ведущая роль может принадлежать то одному, то другому из них, что в каждом отдельном случае и определяет специфику анализируемой ситуации.

Воздействие наземных и пернатых хищников

Значение хищничества в общем комплексе причин, отрицательно сказывающихся на репродуктивном успехе черноголового хохотуна, мы проиллюстрируем сопоставлением хода событий в поселениях этих чаек на о-ве Огурчинский в 1983 и 1984 гг. В первый год мы были свидетелями стандартной ситуации, при которой хищничество

выступает в качестве сугубо второстепенного фактора ювенильной смертности. Основная гибель птенцов была следствием инфантицида (преимущественно в крупном плотном поселении), а яиц – следствием пониженной социальной стимуляции в мелких разреженных гнездовых группировках (Панов, Зыкова, 1982; Зыкова, Панов, 1983). В противоположность этому на следующий год воздействие хищников оказалось очень важной (хотя и не единственной) причиной существенного снижения репродуктивного потенциала черноголовых хохотунов. Остановимся на анализе этих двух ситуаций более подробно.

В 1983 г. под постоянным наблюдением находилось одно крупное поселение (I) из 198 гнезд, относящееся к разряду «плотных многорядных» (Панов и др., 1980). На значительном удалении от него располагались два изолированных друг от друга «разреженных линейных» поселения (II, III) из 10 и 6 гнезд (рис. 1*А*). Дюны, окружающие ракушечник, где гнездились черноголовые хохотуны, были заняты диффузными поселениями хохотуньи (*Larus cachinnans*). Эти чайки постоянно посещали гнездовые группировки хохотунов и регулярно пребывали там. Косвенные данные позволяют предположить, что кормовые условия в этот год не были оптимальными.

В поселении I хохотуньи вели себя как комменсалы: они регулярно расклевывали трупы птенцов черноголового хохотуна, а иногда заглатывали их целиком. Хохотуньи следовали за выводками черноголовых хохотунов, покидающими поселения и следующими в ясли, с явным намерением напасть на маленьких птенцов. Однако успешных нападений, заканчивающихся похищением пуховиков у родителей, мы не наблюдали. Не исключено, что хохотуньи могли быть причиной гибели некоторых птенцов, отстающих от своих выводков. Отмечены случаи похищения хохотуньями яиц из гнезд, где в данный момент отсутствовали насиживающие хохотуны. Кроме того, хохотуньи подбирали остатки рыбы, принесенной черноголовыми хохотунами, или даже пытались активно отбирать у них добычу. О возможности разорения хохотуньями гнезд черноголового хохотуна свидетельствует судьба единственного одиночного гнезда этого вида, располагавшегося непосредственно в поселении хохотуний (рис. 1*А*): 13 мая оно содержало 3 яйца, а 19 мая оказалось пустым, т. е., по всей видимости, было разорено.

В целом можно сказать, что пернатые хищники (в данном случае хохотуньи) не оказали в 1983 г. существенного отрицательного воздействия на репродуктивный успех черноголового хохотуна. Более ощутимым оказалось хищничество единственной, по-видимому, одичавшей домашней кошки, которая в ночь на 3 мая осуществила набег на поселение I. Нападению подверглась лишь одна из краевых субколоний (табл. 1, субколония 1; рис. 1*Б),* в которой на следующий день было найдено 29 трупов птенцов. Кроме того, 12 меченых птенцов исчезли. Поскольку было экспериментально показано, что этот хищник уносит трупы с собой, с его посещениями, может быть, в принципе, связано также исчезновение птенцов из поселения в последующие дни. Отметим, что в данном случае смертность птенцов связана не только с прямым уничтожением их хищником, но и с перемешиванием выводков в момент паники и с последующей гибелью пуховиков из-за агрессивности взрослых конспецифических особей. В итоге суммарная смертность в субколонии, подвергшейся набегу наземного хищника, оказалась значительно выше, чем в двух других субколониях, также находившихся под постоянным наблюдением (табл. 1).

Суммарные потери в мелких поселениях II и III, обнаруженных уже после ухода из них большинства выводков, можно оценить лишь ориентировочно – по числу пуховиков, отловленных в окрестностях этих поселений, яиц, брошенных в гнездах, и исходя из известной нам средней величины кладки в поселении I (2,94 яйца). Эти подсчеты показывают, что процент погибших птенцов (от числа отложенных яиц) в поселениях II и III может оказаться столь же высок, как и в наименее благополучной (подвергшейся

Таблица 1. Численность и репродуктивный успех в поселении I черноголового хохотуна (о-в Огурчинский, 1983 г.)

Показатель	Субколония 1	Субколония 2	Субколония 3	Всего
Всего гнезд	27	19	24	70
Средний размер кладки	2.96	2.89	2.96	2.94
Доля пропавших яиц, %	5.0	18.2	19.7	
Доля вылупившихся птенцов от числа отложенных яиц, %	89.0	80.0	78.9	84.5
Доля погибших птенцов, %:				
от числа отложенных яиц	52.5	23.6	15.5	32.0
от числа вылупившихся птенцов	60.9	30.2	19.6	39.3

нападению кошки) субколонии крупного поселения I (60–63%). Отметим также весьма высокий процент нереализованных яиц в минимальном по размерам поселении II – около 40%. Все это может свидетельствовать о пониженном успехе размножения в мелких поселениях линейного типа, на что указывалось ранее (Панов, Зыкова, 1982). Эти поселения в силу их разреженности могут быть подвержены всевозможным отрицательным эффектам, проистекающим из пониженной социальной стимуляции.

В следующем, 1984 г., в той же части о-ва Огурчинский было обнаружено четыре поселения, из которых под постоянным наблюдением находилось наиболее крупное (IV, 113 гнезд), относящееся к классу плотных линейных поселений (рис. 1*А*). Три других (V, VI, VII) попадали в категорию «разреженных линейных» поселений и в момент их обнаружения содержали соответственно 9, 6 и 15 гнезд (табл. 2).

В отличие от того, что мы видели в 1983 г., крупное поселение IV и одно из мелких (V) находились, по существу, внутри диффузного поселения хохотуний (рис. 1, *В*). В результате последние не ограничивались временными посещениями поселений черноголовых хохотунов, но находились здесь постоянно. Непосредственно в поселении IV мы наблюдали попытки формирования пар у хохотуний, брачные игры и начальные этапы постройки гнезд, строительный материал для которых подчас похищался из гнезд насиживающих хохотунов.

Ярко выраженным было в этом году и хищничество хохотуний. Если в 1983 г. за 18 *ч* наблюдений в крупном поселении I мы отметили не более 10 активных попыток хищничества, то в 1984 г. за 21 *ч* таких попыток отмечено 83. В первый год на наших глазах было похищено лишь одно яйцо из функционирующего гнезда и осуществлены три прямых нападения на птенцов хохотунов, которым во всех случаях удалось спастись бегством. В

Таблица 2. Изменение числа гнезд и яиц в поселениях черноголового хохотуна (о-в Огурчинский, апрель-май 1984 г.)

Кол-во	Поселение V				Поселение VI					Поселение VII	
	23.IV	30.IV	3.V	4.V	23.IV	30.IV	2.V	4.V	6. V	27.IV	8.V
Гнезд	9	5	5	4	6	7	7	8	4	15	1
Яиц	19	14	13	11	11	16	17	18	10	31	3

1984 г. мы непосредственно наблюдали похищение шести яиц, поедание других шести, похищенных ранее, и успешное нападение на птенца, закончившееся его гибелью.

Из 83 попыток активного хищничества подавляющее большинство приходилось на долю одной хохотуньи, которую мы легко опознавали по легкому прихрамыванию. Во всех прочих отношениях эта птица была вполне нормальной. Она несколько раз участвовала в брачных играх с другими особями своего вида, а в промежутках между такими эпизодами изгоняла прочих хохотуний из поселения черноголовых хохотунов, служившего для нее своего рода охраняемой кормовой территорией. Эта птица присутствовала в поселении не всегда, посещая его, по всей видимости, в основном ради охоты. Например, 26.IV она отсутствовала с начала наблюдений (10.55) до 12.40. На протяжении последующих 2 *ч* 20 *мин*. птица почти постоянно находилась в поселении, совершив за это время 38 попыток мародерства и похитив 3 яйца (12.40; 13.48; 13.52). В день 29.IV мы наблюдали похищение этой же хохотуньей еще двух яиц (11.30; 17.40).

Систематический характер хищничества данной особи и высокая эффективность ее действий не оставляют сомнений в том, что именно хохотуньи были ответственны за необычно высокую потерю черноголовыми хохотунами яиц на стадии насиживания, а затем – и птенцов. В арсенале хищнического поведения индивидуально опознаваемой хохотуньи было три способа мародерства: 1) стаскивание насиживающих хохотунов с гнезда; 2) нападение на насиживающую птицу спереди с целью согнать ее с гнезда; 3) выхватывание яйца из-под наседки сбоку. Из 38 попыток, осуществленных за 2 *ч* 20 *мин*. (26.IV), первый способ был использован 23 раза, второй – 11 раз, третий – 4 раза. Первый способ был наиболее оригинальным и самым эффективным. Хохотунья подходила сзади к насиживающей птице, хватала ее за конец крыла и тащила в сторону от гнезда на 1–3 м, на что уходило не более 18 *с*. Затем хищник отпускал хохотуна, перелетал через него в сторону гнезда и в том случае, если успевал к нему первым, хватал яйцо и улетал на край поселения, где и расклевывал добычу. Именно этим способом были осуществлены все успешные нападения на гнезда со стороны этой хохотуньи.

У других особей хохотуньи мы наблюдали успешные попытки похищения яиц способом 3. Этот способ эффективно использовался, по всей видимости, при похищении из гнезд хохотунов недавно вылупившихся птенцов, которые, в отличие от яиц, зачастую хорошо видны под сидящей на них взрослой птицей. Еще более уязвимыми для такого рода нападений становятся птенцы в тот момент, когда они только начинают выходить из-под наседки. Прежде чем похитить птенца из выводка, наиболее настойчивые хохотуньи подолгу ходят вокруг хохотуна, имеющего при себе маленьких птенцов, а затем внезапно бросаются вперед и выхватывают пуховика из-под не успевшего «сориентироваться» родителя. Маленьких птенцов хохотуньи могут заглатывать целиком, о чем свидетельствует характер выброшенных ими погадок. В одном случае погадка представляла собой целый скелет птенца с кольцом на ноге, что объясняет многочисленные исчезновения меченых нами птенцов черноголового хохотуна при достижении ими возраста 2–3 дней. Более крупных птенцов хохотуньи расклевывают.

В табл. 3 показан процесс быстрого уменьшения числа яиц и птенцов в крупном поселении IV, где интенсивное хищничество хохотуний наблюдалось непосредственно. Можно видеть, что к началу вылупления птенцов это поселение потеряло 40% яиц от общего их числа, учтенного при первом посещении данного поселения. Совершенно аналогичная картина быстрого сокращения яиц и числа функционирующих гнезд наблюдалась в мелких поселениях V и VI. Множество косвенных данных свидетельствует о том, что эти поселения систематически разорялись хохотуньями.

Своеобразной в этом (1984) году была судьба небольшого поселения VII. В отличие от всех ранее описанных случаев, оно располагалось на пляже и было целиком затоплено и смыто в сильный шторм 1 мая. Здесь уцелело лишь одно гнездо (два яйца и один

Таблица 3. Изменение численности поселения IV черноголового хохотуна: потери яиц и птенцов под воздействием хищничества хохотуньи (о-в Огурчинский, апрель–май 1984 г.)

Показатель	Даты учета					
	20.IV	26.IV	30.IV	2.V	4.V	6.V
Число гнезд	113	116	107	103	67	60
Число яиц	288	251	197	172	79	54
Число птенцов	-	-	-	-	78	84
Потери яиц и птенцов (% от кол-ва отложенных яиц)		37 (13)	91 (32)	116 (40)	131 (45)	151 (53)

мертвый пуховик), а 14 мая в этой колонии мы обнаружили одно гнездо со смешанной кладкой (два яйца хохотуньи и одно – черноголового хохотуна).

Влияние «недонаселения»

Во всех исследованных нами регионах основная масса черноголовых хохотунов гнездится в составе компактных поселений. Однако наряду с ними почти всегда встречаются мелкие разреженные группировки гнезд. Их характерные особенности – низкая начальная плодовитость и большие потери яиц (Панов, Зыкова, 1982), что в значительной степени можно отнести за счет пониженной социальной стимуляции. На стадии яйцекладки этот фактор может приводить, в частности, к увеличению относительной доли неоплодотворенных яиц, а на стадии насиживания – к тому, что птицы сидят на гнездах неплотно, временно оставляют кладки не защищенными, а то и просто бросают их (соответствующие данные по *L. cachinnans* см.: Зыкова, Панов, 1983). Оставленные без присмотра яйца становятся легкой добычей хохотуний (наши данные за 1984 г.).

Следует заметить, что снижение привязанности к гнезду в отсутствие социальной стимуляции со стороны большого числа насиживающих по соседству птиц не является для черноголовых хохотунов непременным правилом. Нам известны случаи, когда уже после ухода из поселения всех выводков одиночные сильно запоздавшие с размножением пары упорно насиживали кладки (полные или частично уничтоженные) до недели и более. В одном случае такая пара в течение семи дней продолжала насиживать в подобной ситуации неполную кладку из неоплодотворенных яиц. Вспомним в этой связи также о единственном известном нам случае одиночного гнездования пары черноголовых хохотунов (рис. 1*А*). Известную терпимость к пониженной плотности проявляют и те пары, которые гнездятся «полуодиночно» на периферии колоний или формируют

Таблица 4. Изменение численности поселения черноголового хохотуна на безымянном острове в заливе Кара-Богаз-Гол (апрель-май 1980 г.)

	Субколония 1		Субколония 2	
Всего гнезд	32	31	25	25
Из них пустые	3 (9.4%)	17 (54.8%)	16 (64.0%)	24 (96.0%)
Всего яиц	58	35	17	2

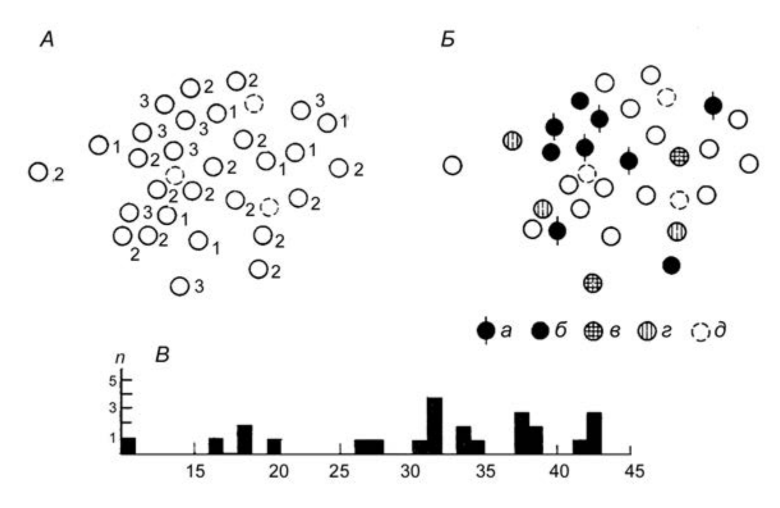


Рис. 2. Схема субколонии I поселения черноголового хохотуна на безымянном острове в заливе Кара-Богаз-Гол, 1980 г. (размер кладок и степень развития эмбрионов): *А* – состояние субколонии при первом ее обследовании 28.IV (цифры – число яиц в гнезде); *Б* – состояние на 4.V *(а* – гнезда с яйцами, содержащими опушенных птенцов; *б* – гнезда с сильно насиженными яйцами; *в* – гнезда с насиженными яйцами; *г* – гнезда с почти ненасиженными яйцами; *д* – пустые гнезда); *В* – размеры голов эмбрионов в брошенных яйцах (*мм*).

изолированные локальные поселения, состоящие не более чем из десятка гнезд. Все это может указывать на существование у данного вида своего рода полиморфизма по признаку терпимости к фактору низкой плотности. Не исключено, что эта изменчивость зависит от возрастной принадлежности особей.

И все же, для основного контингента популяции высокая плотность гнездования является, судя по всему, нормой, а ее снижение приводит к заметным потерям репродуктивного потенциала. Примером этому может служить судьба поселения, которое мы исследовали в 1980 г. на маленьком безымянном острове в заливе Кара-Богаз-Гол. Первый учет гнезд был проведен здесь 28 апреля. В течение трех последующих дней число яиц по неизвестной причине сократилось на 49.3% (табл. 4), так что значительная часть пар оставила поселение. Мы полагаем, что это привело к пороговому снижению критической массы птиц, и к утру 4 мая почти все они покинули остров. В этот день здесь оставалась лишь одна насиживающая птица, партнер которой не появлялся до 14 ч. Насиживающий хохотун часто вставал с гнезда, уходил от него на время, без видимой причины взлетал и проделывал широкие круги в воздухе, после чего снова ненадолго садился на гнездо. Затем и он улетел к морю и больше не возвращался (совершенно аналогичные данные по оставлению гнезд хохотуньями см. Зыкова, Панов, 1983).

Весьма существенно следующее обстоятельство. Вскрытие оставленных черноголовыми хохотунами яиц показало, что многие из них были насижены, а в шести гнездах яйца содержали опушенных птенцов, готовых к вылуплению (рис. 2). Нет сомнений, что в данном случае пагубную роль сыграл также фактор беспокойства (со стороны наблюдателей и, возможно, хищников, нанесших первоначальный урон поселению[2]). Однако необходимо подчеркнуть, что крупные и плотные поселения резистентны и к более сильным воздействиям такого рода, причем в таких поселениях птицы не бросают даже те кладки, которые находятся на начальных стадиях насиживания. Среди нега-

[2] На материковой части суши вблизи острова обитали шакалы и отмечались следы волка, а узкий пролив между сушей и островом эпизодически сильно мелел при нагонных ветрах.

тивных причин нельзя исключить также дефицит пищи, поскольку в этом случае сильно задерживается прилет партнеров, сменяющих птиц на гнезде. Удлинение сеансов насиживания может приводить к возрастанию беспокойства наседок и к утрате у них интереса к гнезду и кладке.

Завершая этот раздел, еще раз укажем на комплексный характер воздействия отрицательных факторов среды и социальных факторов.

В только что рассмотренном случае первым толчком к распаду колонии послужила гибель большого числа гнезд в результате воздействия хищников. После этого сохранившиеся гнезда были, вероятно, оставлены парами, запаздывающими с размножением, а затем и теми, у которых вот-вот должны были вылупиться птенцы. Налицо, таким образом, все минусы асинхронного гнездования в составе сравнительно небольшого поселения, не имеющего визуальных связей с более крупными и устойчивыми гнездовыми группировками птиц своего вида (Панов, Зыкова, 1982).

Возможны три гипотезы относительно причин исчезновения почти половины яиц в рассмотренном поселении на протяжении всего лишь трех дней: 1) воздействие наземного четвероногого хищника маловероятно, но не исключено полностью; 2) разорение гнезд самими хохотунами кажется ничуть не более правдоподобным, поскольку ни до, ни после этого подобных эпизодов мы практически не наблюдали; 3) гипотеза, согласно которой яйца были уничтожены обильными на острове хохотуньями, имеет в качестве контраргумента тот факт, что после оставления черноголовыми хохотунами поселения открыто лежащие в гнездах яйца совершенно не пострадали на протяжении суток. Однако то, что было сказано в предыдущем разделе, указывает на возможность локального во времени и весьма эффективного хищничества, например, со стороны одной или немногих хохотуний, специализирующихся на похищении яиц. Отметим, кстати, что хохотуньи, имевшие собственные гнезда в непосредственной близости от поселения IV черноголовых хохотунов, не были замечены в попытках хищничества в данном поселении. Поскольку известно, что находившийся под наблюдением остров периодически посещали стаи пришлых хохотуний, гипотеза 3 представляется нам наиболее правдоподобной.

Обсуждение

Существует точка зрения, что гнездование в условиях повышенной плотности есть адаптация вида, выработанная им в качестве защиты от воздействия хищников. Вместе с тем многие факты свидетельствуют о том, что компактные группировки гнезд представляют собой идеальное поле деятельности для хищника, и это зачастую приводит к быстрой специализации отдельных особей и целых их контингентов в роли похитителей яиц и птенцов (обзор см. Панов, 1983: 235–238). Приведенные выше данные позволяют обсудить ряд аспектов этой проблемы применительно к черноголовому хохотуну – крупной и сильной чайке с высоким уровнем внутривидовой агрессивности.

Уже сами эти особенности вида должны, казалось бы, делать компактные скопления десятков и сотен особей неуязвимыми для хищников, сопоставимых по размерам с черноголовыми хохотунами. Однако, как выясняется, эти чайки оказываются совершенно беззащитными даже по отношению к мародерам, значительно уступающим им по величине – таким, например, как хохотунья. Оказывается, что какое-либо антихищническое поведение у черноголовых хохотунов отсутствует полностью. Они позволяют хохотуньям беспрепятственно находиться в самом центре поселения. Насиживающие хохотуны не реагируют на похищение мародерами яиц из гнезд, расположенных вплотную к их собственным. Хохотуны не преследуют чаек, похитивших их яйцо или птенца. Проявлений открытой агрессивности не вызывает даже физическое насилие – в том случае,

когда хохотунья стаскивает насиживающую птицу с гнезда, подолгу удерживая ее за крыло. В те моменты, когда хохотунья отпускала свою жертву, та ни в одном случае не делала даже попытки предпринять какие-либо ответные наказующие действия.

Стандартным и почти единственным средством пассивной защиты черноголовых хохотунов от мародерствующих хохотуний служит так называемая реакция ложного клевания – угрожающий выпад головой с широко раскрытым клювом в сторону чайки, проходящей почти вплотную к гнезду данной особи. Такое ложное клевание хохотун проделывает многократно и в тех случаях, когда хохотунья настойчиво осаждает наседку, раз за разом обходя ее на расстоянии не более полуметра и пытаясь улучить удобный момент, чтобы похитить у нее яйцо или птенца. Другие черноголовые хохотуны, сидящие на своих гнездах по соседству с ареной таких действий, совершают аналогичные движения ложного клевания, а то и вовсе не реагируют на происходящее.

Нельзя сказать, что хохотуны никогда не предпринимают более активных действий: подчас имеет место внезапный бросок какой-либо из птиц, не насиживающих в данный момент, на разгуливающую по колонии хохотунью, иногда – и короткое ее преследование. В случае нападения хохотуньи на птенца сразу несколько хохотунов бросаются сюда же, что обычно заставляет агрессора ретироваться и тем самым спасает жизнь птенцу. Однако в целом черноголовые хохотуны крайне пассивны по отношению к находящимся в их поселении хохотуньям, позволяя достаточно настойчивым особям путем многочисленных проб и ошибок отрабатывать наиболее эффективные способы мародерства. Один из таких способов был описан выше.

Несомненно и то, что успешное хищничество всего лишь одной или немногих особей способствует быстрому увеличению контингента птиц, рассматривающих поселение черноголовых хохотунов в качестве кладовой высококалорийного и относительно легко доступного корма. Как показали наши наблюдения, добычливый хищник поедает лишь часть украденного им кормового объекта, оставляя все прочее прямо в колонии или непосредственно на ее периферии. В частности, индивидуально опознаваемая хохотунья, наиболее преуспевшая в похищении яиц, уносила свою добычу на 5–10 м от ограбленного гнезда, тут же пробивала скорлупу и съедала эмбрион. Остатки содержимого яйца вскоре подъедали другие хохотуньи, а скорлупу иногда проглатывал целиком какой-либо из проходивших мимо черноголовых хохотунов.

Перед нами типичный случай пищевого подкрепления, почти несомненно способствующий подключению к питанию яйцами все новых и новых хохотуний (а возможно, и самих хохотунов). Отметим в этой связи отсутствие массового хищничества хохотуний на о-ве Огурчинский 1983 г. (а также в других исследованных нами поселениях черноголового хохотуна) – вероятно, из-за отсутствия среди хохотуний особей, отработавших достаточно эффективные способы такого рода хищничества. Из всего сказанного следует вывод, что возможность для разорения колоний черноголовых хохотунов более мелкими чайками, склонными мародерству, существует всегда, однако реализуется она лишь при определенных стечениях обстоятельств.

Можно было бы предположить, что редукция у черноголовых хохотунов индивидуального антихищнического поведения компенсируется приобретением средств коллективной защиты – своего рода эффекта группы. Приняв такую гипотезу, логично ожидать более эффективное хищничество на одиночных гнездах хохотунов, находящихся на периферии поселения, при надежной сохранности тех, которые расположены в его центральных участках. Как следует из наших наблюдений и рис. 3, в описанном нами случае это предположение не оправдалось. Успешно мародерствующую хохотунью совершенно явно привлекали группы гнезд, тогда как одиночные гнезда она игнорировала. Разоряя одно за другим гнезда в гуще поселения, эта чайка прогрессивно разреживала его, создавая тем самым удобный плацдарм для хищничества менее искусных мародеров.

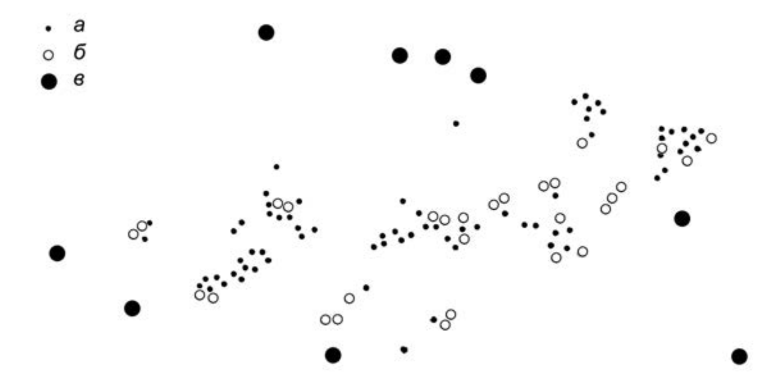


Рис. 3. План поселения IV черноголового хохотуна на о-ве Огурчинском в 1984 г.: *а* – гнезда хохотуна, сохранившиеся в начальный период насиживания; *б* – его гнезда, разоренные хохотуньей в первую очередь; *в* – гнезда хохотуньи.

Заканчивая обсуждение вопроса о возможном воздействии пернатых хищников на репродуктивный успех черноголового хохотуна, можно констатировать, что такое воздействие чревато разрушительными последствиями. В том случае, если процесс хищничества начинает развиваться лавинообразно – за счет подключения к мародерству все новых и новых особей, мелкие поселения хохотунов оказываются обреченными полностью, а крупные реализуют лишь небольшую часть своего репродуктивного потенциала. Именно это мы и наблюдали в 1984 г. на о-ве Огурчинский. Подчеркнем, что выигрыш крупных поселений при этом может быть лишь кажущимся: они не уничтожаются полностью не в силу своей большей резистентности к воздействию хищника, а лишь за недостатком времени у хищников (птенцы взрослеют и становятся все менее уязвимыми для них).

Интересно, что эффект массы в качестве возможного средства защиты не срабатывает и при посещении поселения четвероногими небольших размеров (такими как кошка). Очевидно, что как и при посещении поселения человеком (а также при виде пролетающего вертолета) все взрослые хохотуны поднимаются в воздух и отлетают в сторону, оставляя гнезда без всякой защиты. Реакция пикирования на врага, характерная для многих видов чайковых, у черноголовых хохотунов полностью отсутствует.

Таблица 5. Гибель птенцов на ранних стадиях репродуктивного цикла в поселениях черноголового хохотуна

Место, дата	Гибель в % от числа отложенных яиц	Гибель в % от числа вылупившихся птенцов	Причины гибели
Оз. Тенгиз, 1978 г., 343 гнезда	92.6	–**	Детоубийство, каннибализм
Кара-Богаз-Гол, 1979 г., 628 гнезд	14.8	21.3*	Детоубийство
О-в Огурчинский, 1983 г., 70 гнезд	–	39.3**	Детоубийство, хищничество кошек
О-в Огурчинский, 1984 г., 113 гнезд	83.7*	–***	Хищничество хохотуньи

* Результаты получены на меченых птенцах.

** Точный учет вылупившихся птенцов был невозможен вследствие каннибализма.

*** Точный учет вылупившихся птенцов был невозможен вследствие хищничества хохотуньи.

Говоря о связи факторов среды и социальных факторов, следует подчеркнуть своеобразный эффект их взаимной компенсации. При отсутствии интенсивного хищничества в плотных группировках основная смертность птенцов определяется инфантицидом, переходящим в каннибализм при дефиците кормовых ресурсов (Панов и др., 1980; Панов, Зыкова, 1982). В условиях массового хищничества поселение сильно разреживается еще на стадии насиживания – из-за высокой гибели кладок, что резко снижает частоту агонистических контактов внутри поселения и роль инфантицида в качестве ведущего фактора смертности.

В зависимости от того, какие именно факторы смертности оказываются ведущими и в каких сочетаниях друг с другом они действуют, снижение репродуктивного потенциала может быть более или менее значительным, варьируя в очень широких пределах (табл. 5). Основная масса потерь приходится на начальный период гнездования – то есть задолго до окончательного объединения выводков в ясли. Хотя ясли черноголовых хохотунов в своей основе не являются истинно социальной группировкой, а лишь объединением семей с сохранением антагонизма между ними (родители кормят только своих птенцов и агрессивны к потомкам прочих пар), объективно эффект массы здесь начинает работать в пользу каждого из пуховиков. В том возрасте, когда они оказываются в составе яслей, птенцы уже в значительной степени резистентны к нападениям взрослых особей своего вида, но при этом приобретают несомненные гарантии не пасть жертвой случайного хищника.

В нормальных повседневных условиях отдельные семьи в составе яслей сохраняют между собой дистанции порядка 2–3 м и более. При появлении хищника взрослые птицы взлетают и зачастую улетают прочь, покидая птенцов, которые сбиваются в плотную группу и только в ее составе затаиваются или спасаются бегством. После исчезновения опасности такую группу легко обнаружить с воздуха. Даже в том случае, если ее первоначально находит лишь одна взрослая особь, сюда же вскоре садятся и все прочие, после чего семьи консолидируются и частично рассредоточиваются.

Подобный механизм резко снижает смертность пуховиков черноголового хохотуна, достигших возраста порядка 10 дней и более (уменьшая возможность потери ими родителей и гибели от голода). Этим вид отличается от хохотуньи, ювенильная смертность которой максимальна именно за счет крупных птенцов, уже приобретших способность к активным перемещениям на большие расстояния, но не объединяющихся в ясли (Панов и др., 1985).

Литература

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1983. Влияние численности и плотности гнездовых поселений на успех размножения у хохотуньи *Larus argentatus cachinnans*. Зоол. ж. 62(10): 1533-1540.

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н., Гаузер М.Е. 1985. Влияние социальных факторов на рост, развитие и выживаемость птенцов при разных типах колониального гнездования у чайковых птиц. С. 47-50 в: Теоретические аспекты колониальности у птиц. М.: Наука.

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н., Гаузер М.Е. 1986. Асинхронность вылупления как одна из причин ювенильной смертности у морского голубка *Larus genei*. Зоол. ж. 65(9): 1373-1378.

Костина Г.Н., Панов Е.Н. 1982. Смертность пуховиков и устойчивость персональных связей между птенцами и родителями у черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus*. Зоол. ж. 61(10): 1531-1542.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1982. 2. Динамика и размах ювенильной смертности в колониях черноголового хохотуна с различной пространственной структурой. Зоол. ж. 61(9): 1396-1412.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Костина Г.И., Андрусенко Н.Н. 1980. Социально обусловленная смертность птенцов и каннибализм в колониях черноголового хохотуна (*Larus ichthyaetus*). 1. Масштаб и причины ювенильной смертности. Зоол. ж. 59(11): 1694-1705.

22. Разделение ресурсов и нарушение этологической изоляции в смешанной популяции кавказской и хорасанской агам (*Laudakia caucasia*, *L. erythrogastra*; Sauria: Agamidae)[1]

Анализ взаимоотношений между таксономически близкими симпатрическими видами позволяет оценить уровень дивергенции, достигнутый ими в процессе видообразования, и уяснить принцип сосуществования таких видов в условиях вторичного контакта. Особый интерес эволюционистов традиционно вызывают два вопроса. Во-первых, как именно происходит распределение жизненно важных ресурсов (пространство, пища, убежища) в случае принципиального сходства экологических потребностей исследуемых видов (проблема межвидовой конкуренции). Во-вторых, в какой мере избирательность особей при поисках ими полового партнера позволяет видам сохранять свою генетическую неприкосновенность и морфобиологическую уникальность (проблема изолирующих преград). Дискуссионным остается до сих пор и вопрос о возможности сопряженной морфологической эволюции тесно существующих видов, в частности за счет их ускоренной дивергенции по принципу «смещения признаков» (см. Панов, 1989).

Цель настоящей работы – рассмотреть перечисленные проблемы в отношении двух близкородственных видов агам – кавказской (*Laudakia caucasia*, Eichwald, 1831) и хорасанской (*L. erythrogastra*, Nikolsky, 1896), имеющих широкое распространение в Средней Азии и прилежащих регионах. До недавнего времени герпетологи располагали лишь косвенными свидетельствами возможности тесного сосуществования этих двух видов в Бадхызе (Туркменистан) и в северном Иране и Афганистане (Зарудный, 1897; Anderson, 1969; Атаев, 1985; Зыкова, Панов, 1990; Baig, 1992; Панов, Зыкова, 1993). В последнее время документировано существование обширной области симпатрии в северо-восточных предгорьях Восточного Копетдага, где популяции кавказской и хорасанской агам были обнаружены в примыкающих друг к другу, хотя и разных, местообитаниях (Атаев, 1985).

В 1993 г. мы посетили одну из точек в указанном районе (урочище Дарохбейт) в убедились в том, что кавказская и хорасанская агамы здесь не только симпатричны, но и делят между собой общие местообитания. В 1994 г. нами были предприняты детальные исследования этой смешанной популяции.

Основные данные получены с 15 IV по 17 V 1994 г. в окрестностях родника Дарохбейт к юго-востоку от поселка Душак (36°55' с.ш., 60°10' в.д.). На площади ~ 20 га проведен абсолютный учет обитавших здесь агам обоих видов, большинство из которых были пойманы и помечены индивидуально. Всего на экспериментальном участке было отловлено в 1994 г. 13 самцов, 17 самок и 5 неполовозрелых особей кавказской агамы, 12 самцов, 10 самок и 6 неполовозрелых индивидов хорасанской агамы. Кроме того, 12 взрослых и 2 неполовозрелые ящерицы были пойманы за пределами основного участка в 1994 г. и 11 взрослых и 2 неполовозрелые ящерицы – на участке и вне его в 1993 г. (всего 6 кавказских и 21 хорасанских агам). В общей сложности за два года были отловлены 41 особь кавказской и 49 особей хорасанской агамы.

Всех отловленных ящериц измеряли по стандартным методикам (см. Панов, Зыкова, 1995), подробно описывали особенности фолидоза, фотографировали и снабжали перед выпуском в место поимки индивидуальными метками – долгосрочными (отрезание пальцев) и временными, на период текущих наблюдений (окрашивание спиртовым раствором родамина). В дальнейшем мы прослеживали перемещения меченых осо-

[1] Е.Н. Панов, Л.Ю. Зыкова. Успехи совр. биол. 1995 116(1): 104-120.

бей и наносили их участки на план местности, а также регистрировали характер взаимоотношений этих ящериц с прочими особями своего и другого вида. Общее время наблюдений ~ 440 ч. При мечении отрезанием пальцев были взяты пробы крови у 19 особей кавказской и у 23 хорасанской агамы для анализа ДНК. Эти материалы находятся пока в процессе обработки.

Характеристика кавказской и хорасанской агам и их популяций в зоне контакта

Кавказская и хорасанская агамы представляют собой таксономически близкие, но хорошо дифференцированные виды. При общем их сходстве по характеру фолидоза (Baig, 1992) хорасанская агама отличается резко выраженной шиповатостью чешуи по всему телу при гипертрофированном ее развитии в задней части головы и на кожных складках вокруг шеи. В большинстве популяций кавказской агамы сложенная крупными чешуями медиальная полоса вдоль спины имеет спрямленные боковые границы, тогда как у хорасанской агамы эти границы извилисты, так что распространяющиеся латерально группы крупных чешуи образуют своеобразные фестоны (Зыкова, Панов, 1993). У части из них отмечена тенденция соединяться с первым рядом пучков крупных сильно шиповатых чешуи, расположенных в один ряд на спинно-боковой складке с каждой стороны тела. У кавказской агамы аналогичные кластеры крупных чешуи на спинно-боковых складках лишены выраженной шиповатости. Чешуи спинной полосы у хорасанской агамы крупнее, чем у кавказской, и имеют сильно приподнятый задний край со своеобразной вертикальной исчерченностью (она может исчезать при снашивании скульптуры чешуи к моменту очередной линьки).

Самцы кавказской агамы в сезон размножения окрашены в разные оттенки бурого цвета (от желтовато-песочного до черноватого у разных популяций – Панов, Зыкова, 1995), самцы хорасанской агамы в это время выглядят зеленоватыми. Брачный наряд этих видов различается также рисунком подбородочной области (рис. 1). Самки обоих видов окрашены более тускло, чем самцы, но без примеси зеленого и с большим развитием оранжевых отметин на спинной стороне у хорасанской агамы.

В плане экологических требований кавказская агама – типичный петрофил, хотя некоторые популяции освоили субстрат лессовых обрывов (Ананьева, Атаев, 1984; Панов и др., 1987). Типичными местообитаниями хорасанской агамы считаются холмистые ксерофитные ландшафты, где в качестве убежищ эти ящерицы используют норы большой песчанки *Rhombomys opimus* (см. Атаев, 1985). Однако в ряде регионов, например в Бадхызе, хорасанские агамы не избегают каменистых ландшафтов (см. также Baig, 1992).

Кавказская агама характеризуется резко выраженной географической изменчивостью, затрагивающей общие размеры, пропорции, окраску и некоторые признаки фолидоза (Панов, Зыкова, 1995). Несмотря на это, статус самостоятельного подвида пока что присвоен лишь одной периферической популяции (Ананьева, Атаев, 1984), тогда как все прочие популяции, населяющие обширный ареал от Турции до Пакистана, продолжают считать относящимися к номинативному подвиду. Таковы, в частности, и популяции Копетдага.

Популяция кавказских агам в окрестностях родника Дарохбейт по ряду признаков резко отличается от детально описанных ранее (Панов, Зыкова, 1995) популяций Центрального Копетдага, ареал которых локализован примерно в 150 км к западу. По характеру окраски – песочной с тонким рисунком из черных ломаных линий – агамы Дарохбейта имеют очень мало общего с черновато-пятнистыми ящерицами Центрального Копетдага, но в целом сходны с кавказскими агамами долины р. Сумбар в Западном Копетдаге. Од-

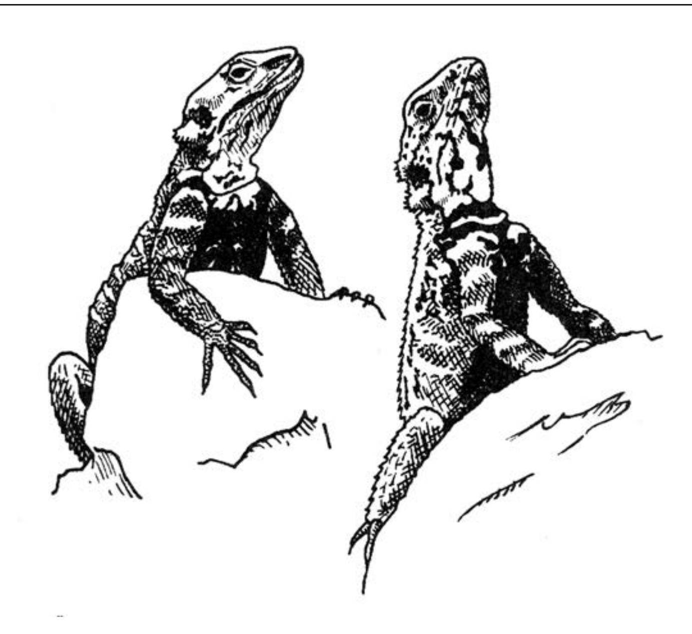


Рис. 1. Внешний вид самцов кавказской (*а*) и хорасанской (*б*) агам в брачном наряде. Следует обратить внимание на более массивную голову и отчетливую шиповатость покровов у второго вида.

нако и от сумбарских, и от центрально-копетдагских агамы Дарохбейта отличаются рядом структурных признаков (табл. 1). Вероятно, популяция Дарохбейта адекватно характеризует морфологический тип кавказских агам всего Восточного Копетдага, поскольку совершенно аналогичные экземпляры из окрестностей Теджена (~50 км к северо-востоку от Дарохбейта) имеются в Зоологическом музее МГУ (№ 280-17/1-6).

Хорасанская агама до последнего времени рассматривалась как монотипический вид. В 1992 г. популяция Хивеабада (Восточный Копетдаг, ~ 50 км к западу от Дарохбейта) на основе сопоставления ее с хорасанскими агамами из Бадхыза была отнесена к новому подвиду *Stellio erythrogaster nurgeldievi* (Туниев и др., 1991). К сожалению, материал, положенный в основу этого первоописания, представляется нам недостаточным (пять неполовозрелых особей и две ящерицы, едва достигшие половозрелости). Вместе с тем наши данные по хорасанским агамам Дарохбейта (относящимся, вероятно, к тому же морфологическому типу, что и выборка из Хивеабада, учитывая, территориальную близость двух районов исследований) также позволяют говорить об определенном своеобразии хорасанских агам Восточного Копетдага. Сопоставление наших выборок из Бадхыза (шесть взрослых самцов, девять взрослых самок) и из Дарохбейта (соответственно 16 и 14 взрослых особей) свидетельствуют о более мелких размерах хорасанских агам из второй точки. Средняя длина тела самцов с размером тела более 120 мм (предполагаемый возраст 4 года и старше) составляет в Дарохбейте 128.13 ± 1.40 мм (n = 16; разброс значений 120–140 мм), а в Бадхызе – 142.00 ± 3.32 мм (n = 6; разброс 128–150 мм). Для самок тех же размерно-возрастных групп соответствующие величины равны 124.64 ± 0.99 мм (n = 14; разброс 120–140 мм) и 135.00 ± 2.59 мм (n = 9; разброс 122–145 мм). И для самцов, и для самок различия достоверны при $p < 0.05$ по критерию *л* (соответственно 1.61 и 1.56). Кроме того, наблюдается тенденция к уменьшению числа крупных чешуи в поперечнике спинной полосы у агам из Дарохбейта по сравнению с бадхызскими, на что также указывают Туниев и др. (1991). Среднее число

Таблица 1. Морфологические характеристики кавказских агам из Восточного, Центрального и Западного Копетдага.

Признак	Дарохбейт (Восточный Копетдаг)	Геок-Тепе, Гермаб (Центральный Копетдаг)	Долина р. Сумбар (Западный Копетдаг)
Длина тела			
самцы*	129.00±1.32 (16) н.д.	132.25±1.66 (12) p<0.001	138.34±1.02 (32)
самки*	127.40±1.25 (10) н.д.	125.40±1.72 (5) p<0.05	131.74±1.5 (19)
Отношение длины хвоста к длине тела			
самцы	1.41±0.02 (9) p<0.05	1.32±0.03 (7) p<0.01	1.49±0.03 (16)
самки	1.45±0.02 (9) p<0.05	1.35±0.04 (9) p<0.05	1.45±0.02 (16)
Число чешуй вокруг середины туловища	127.31±1.24 (39) p<0.01	136.12±2.74 (17) p<0.001	169.6±22.10 (28)
Присутствие дополнительных чешуй в покровах хвоста (% особей)	12.1 (33)	26.1 (23)	86.4 (81)
Шиповатость чешуй спинной полосы (баллы)	+	+	+++
Шиповатость чешуй боков тела (баллы)	+	+++	+
Присутствие выделений голокриновых желез у самок (% особей)			
на брюхе («брюшная мозоль»)	45.0 (20)	0.0 (11)	42.8 (14)
в анальной области («анальнае поры»)	90.0 (20)	0.0 (11)	0.0 (14)

Примечание. В скобках дана величина выборки. «*» – средние размеры по экземплярам с длиной тела 120 мм и более (в возрасте свыше 4 лет).

чешуи вокруг середины тела составляет 92.20 ± 0.99 (n = 40), достоверно превышая значение этого признака у хорасанских агам Бадхыза (87.11 ±2.3, n = 9; t = 4.82, p < 0.001). У хорасанских агам Ирана и Афганистана среднее число чешуи вокруг середины тела также меньше, чем в популяции Дарохбейта (89.4 ± 3.1; объем выборки не указан – см. Baig, 1992).

Местообитания, размещение и численность двух видов агам в районе исследований

Мы изучали смешанную популяцию агам у северо-восточных подножий хребта Коюндаг, разделяющего территории Ирана и Туркменистана. Это холмистое низкогорье со средними высотами порядка 500–600 м над уровнем моря. Оба вида агам населяют

здесь долину пересыхающего водотока, имеющего уклон русла к северу, в сторону предгорной равнины. По направлению к верховьям водотока его русло пролегает по дну довольно широкой долины, днище которой плавно переходит в сухие склоны холмов с локальными крупнокаменистыми осыпями. Это урочище мы обозначили как южный отрезок долины. Ниже по течению водоток прорезает толщу коренного песчаника, и здесь непосредственно к руслу местами примыкают обнаженные скальные щеки. Эти скальники занимают наибольшую площадь в зоне максимального падения русла с его непересыхающими подземными ключами (собственно родник Дарохбейт) и поднима-

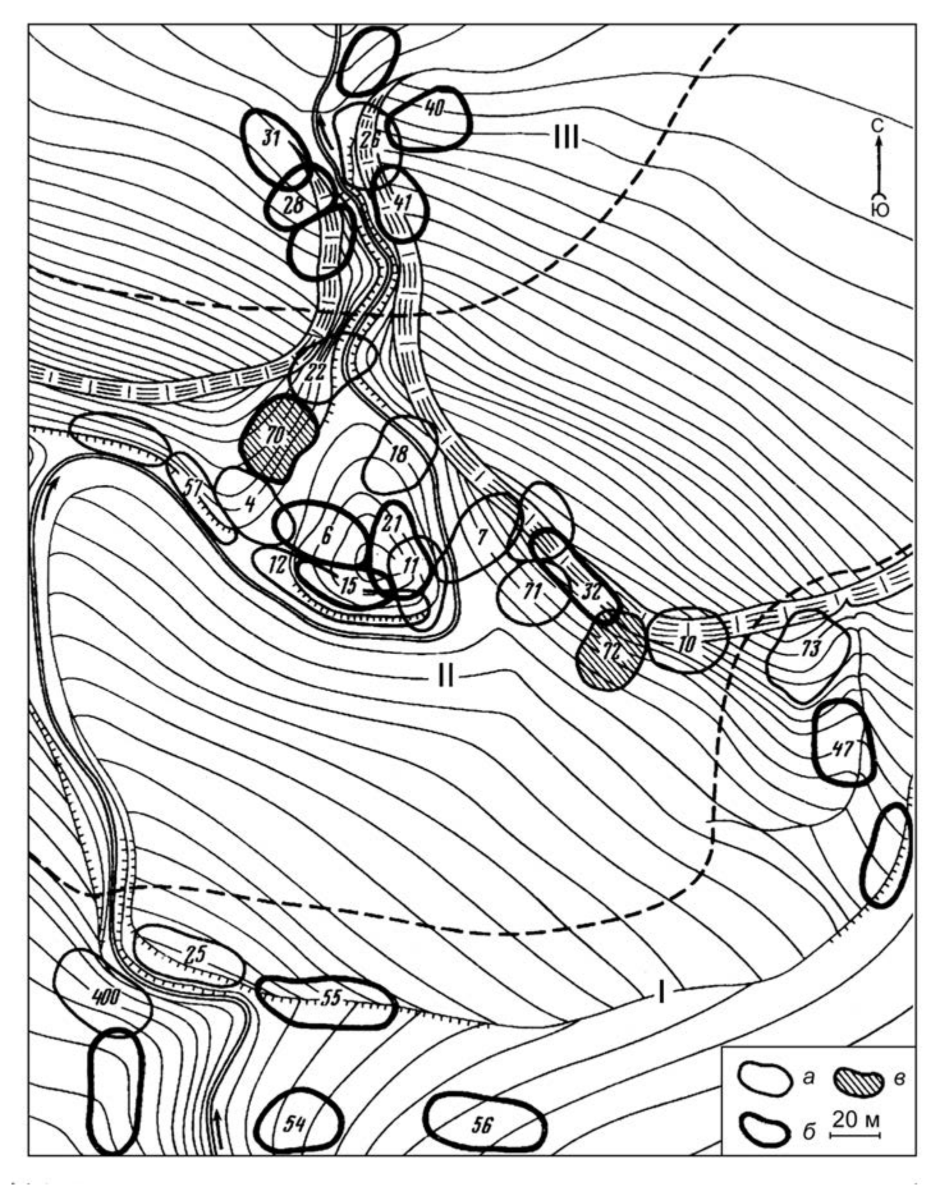


Рис. 2. Распределение территорий самцов кавказской и хорасанской агам в долине родш Дарохбейт. I, II и III – участки; цифры – номера пойманных и помеченных самцов. Территории *а* – самцов *L. caucasia*, *б* – то же *L. erythrogastra*, *в* – смешанных семейных групп.

ются на несколько десятков метров над уровнем водотока, образуя узкие крутые террасы, почти полностью лишенные травянистой растительности. По щелям монолита лепятся крупные экземпляры инжира и кустики астрагала. Этот отрезок долины был обозначен нами как срединный. Минуя скальное ущелье, водоток выходит на холмистое плато, где по травянистым склонам холмов местами имеются ограниченные по площади выходы покровных конгломератов либо отдельные крупные валуны (северный отрезок долины).

На южном отрезке долины смешанная популяция агам оказалась разреженной, и здесь мы ограничились визуальными учетами и эпизодическими отловами. Всего за 2 года учтено 16 экз., из которых 11 (68.8%) были хорасанскими агамами. Только этот вид был обнаружен нами на холмах северного отрезка водотока, где плотность изученной популяции оказалась сравнительно низкой. В отличие от двух названных угодий на срединном, по преимуществу скалистом отрезке долины оба вида присутствовали в сопоставимом количестве: 17 территорий принадлежали самцам хорасанской агамы и 15 – самцам кавказской. Однако относительная численность видов оказалась различной в разных секторах данной учетной площадки. В соответствии с этими различиями мы выделили внутри срединного отрезка долины три участка – южный (I), центральный (II) и северный (III) (рис. 2).

На участках I и III, которые примыкали соответственно к южному и северному отрезкам долины, населенным преимущественно или исключительно хорасанской агамой, этот вид также численно доминировал над другим. Соотношение в числе территорий, занимаемых самцами хорасанской и кавказской агам, составляло на участках I и III 6 : 3 и 6 : 1. Что касается центрального участка II, то здесь соотношение было обратным: 5 территорий принадлежали самцам хорасанской агамы и 11 – самцам кавказской. С учетом самок и неполовозрелых особей (3 и 3 первого вида, 17 и 9 – второго) соотношение в численности особей хорасанской и кавказской агам составляло на участке II 11 : 37.

На рисунке 2 видно, что на обследованной экспериментальной площадке оба вида занимают общие местообитания, причем территории некоторых самцов хорасанской агамы (например, самца № 70) располагаются целиком на скальнике, типичном местообитании кавказской агамы.

Взаимоотношения самцов в смешанной популяции агам

Самцы обоих видов агам придерживаются постоянных участков обитания, которые могут в той или иной степени перекрываться с участками самцов-соседей. В целом отношения между обладателями соседних участков обитания соответствует тому, что наблюдается в чистых популяциях кавказской агамы (см. Панов, Зыкова, 1985). Нарушения самцом границы участка соседа могут оставаться без внимания со стороны хозяина, вызывать его пассивный интерес (хозяин повторяет маршрут нарушителя, не преследуя его активно) или иметь следствием антагонистическую реакцию (погоня и активное изгнание пришельца, очень редко сопровождающееся дракой).

В Дарохбейте мы наблюдали лишь один интенсивный конфликт между самцами кавказской агамы после того, как один из них (№ 12) в зоне перекрывания своей территории с участком самца № 57 догнал последнего и схватил за загривок, попытавшись копулировать с ним как с самкой. Обнаружив свою ошибку и будучи сильно укушен самцом № 57, самец № 12 быстро ретировался.

Территориальные отношения между самцами хорасанской агамы имеют в общем тот же самый характер. За все время наблюдений отмечено лишь два эпизода активной угрозы сближения самца № 31 с другим конспецифическим самцом в зоне перекрывания их участков. Эти угрожающие акции не привели, однако, к непосредственному изгнанию

оппонента, который покинул место встречи лишь некоторое время спустя. Из шести участков обитания самцов этого вида, имевших конспецифических соседей, по крайней мере пять более или менее широко перекрывались с этими соседними участками.

Межвидовая территориальность в целом носит тот же характер, что и внутривидовая. В большинстве случаев каждый самец, имеющий самку (или самок), либо холостой единолично использует центральную зону своего участка обитания, допуская на его периферию других самцов (конспецифических и неконспецифических) и заходя изредка в периферийные зоны участков своих соседей. В этих условиях одни и те же угодья могут поочередно посещать несколько самцов соседей. Исключая один особый случай тесного сосуществования двух самцов, относящихся к разным видам (см. ниже), мы наблюдали 12 кратковременных вторжений самцов в центральные зоны неконспецифических самцов-соседей (пять вторжений пяти разных самцов хорасанской агамы на участки кавказских агам и семь вторжений двух самцов кавказской агамы на участки хорасанских). В трех случаях пришелец посещал при этом тот или иной из излюбленных наблюдательных постов хозяина участка в его отсутствие.

В тех эпизодах, когда хозяин имел возможность увидеть нарушителя границы, его реакция была индифферентной (один случай – вторжение самца № 15 хорасанской агамы на участок самца № 57 кавказской) либо активно агрессивной (три угрожающих сближения трех разных самцов кавказской агамы с пришлыми самцами хорасанской и пять интенсивных погонь самца № 70 с фенотипом хорасанской агамы за пришлыми самцами кавказской).

Поведение упомянутого самца № 70 характеризует один из полюсов континуума территориального поведения, варьирующего у хорасанских агам Дарохбейта от неизменного антагонизма к пришельцам до полной индифферентности к присутствию неконспецифических самцов. Участок самца № 70 может быть с полным основанием назван территорией, поскольку ее хозяин неизменно изгонял двух своих соседей (самцов № 4 и № 22 кавказской агамы), когда мог обнаружить визуально их присутствие в периферийных зонах своих владений. Основная часть территории самца № 70 общей площадью ~ 0,1 га была локализована на обширном скальном выходе и довольно хорошо просматривалась во всех направлениях. Неудобством для ее хозяина здесь было лишь то, что в момент преследования пришельцев самец № 70 неоднократно срывался и падал вниз на отвесных участках скалы, которые убегавшие от него кавказские агамы преодолевали с легкостью. Так или иначе, в данном случае мы имеем дело с ярко выраженной межвидовой территориальностью. Следует, однако, заметить, что самец № 22 кавказской агамы (и в меньшей степени самец № 4 того же вида) мог подолгу оставаться в пределах территории самца № 70, если находился вне сферы его видимости (см. рис. 2).

Другой полюс континуума «антагонизм – индифферентность» иллюстрирует поведение самца №21 хорасанской агамы и самца № 11 кавказской. Мы многократно (21 и 22.IV, 9, 10, 13 и 15.V) наблюдали самца № 21 в непосредственной близости от семейной группы самца кавказской агамы № 11, включавшей в себя двух взрослых самок кавказской агамы и одну неполовозрелую особь (судя по поведению, также самку). В момент брачных игр между самцом № 11 и той или иной из его самок самец № 21 мог подойти к ним почти вплотную (дистанция ~ 1 м), но не пытался проявлять какую-либо активность и не вызывал антагонизма со стороны других ящериц. Судя по осмотру гемипениса, самец № 21 находился в состоянии активного сперматогенеза, но его интерес к самкам кавказской агамы выражался лишь в приближении к ним, иногда на расстояние до 20 см. В одном случае мы наблюдали, что самец № 11 повторял путь, пройденный самцом № 21, касаясь языком субстрата, но никогда не предпринимал в отношении последнего каких-либо угрожающих или агрессивных акций.

Состав семейных групп

Термином «семейная группа» мы обозначаем репродуктивную ячейку, состоящую из одного территориального самца-резидента и всех самок (достигших либо не достигших половозрелости), привязанных к данной территории. При этом необязательно, чтобы все самки, обитающие в пределах территории, имели половые контакты с ее владельцем в текущий сезон. В смешанной популяции Дарохбейта структура семейных групп кавказской и хорасанской агам в целом соответствует тому, что описано для чистых популяций обоих видов (Панов, Зыкова, 1985; Зыкова, Панов, 1993). В таблицах 2 и 3 приведены данные по составу тех семейных ячеек, по которым мы располагаем достаточными сведениями.

В Дарохбейте, как и в одновидовых популяциях, на территории самца-резидента могут обитать от одной до трех-четырех самок разного возраста, при том что некоторые самцы находятся в положении холостяков. Среднее число самок в семейных группах кавказских агам на участке II составляло в 1994 г. 1.87 ± 0.40 (n = 8 – см. табл. 2), что близко соответствует величине семейных групп в чистых популяциях данного вида (1.73 в восточном Азербайджане, 2.43 в стабилизировавшейся интродуцированной популяции Красноводска – Панов, Зыкова, 1993). В Дарохбейте соотношение в числе самок в возрасте 4 лет и старше (заведомо способных к репродукции) и самок более младшего возраста, готовых приступить к размножению впервые, составляет 2,0, что указывает на высокий репродуктивный потенциал исследованного дема.

Аналогичная ситуация наблюдается в демах хорасанской агамы, занимающих участки I и III, где данный вид преобладает численно. Средний размер семейных групп составляет здесь 1.20 ± 0.37 (n = 5) (табл. 2) при соотношении двух возрастных групп самок (зрелых и впервые способных к размножению), равном 2.0. По данным неизбирательных отловов в Бадхызе (урочище Керлек), в чистой процветающей популяции этого вида соотношение половозрелых самок и территориальных самцов равно 2/6. Эта цифра может служить ориентировочной (хотя, вероятно, завышенной) оценкой типичного размера семейной группы (см. также Зыкова, Панов, 1993). Соотношение числа зрелых самок (4 года и старше) и впервые готовых к размножению составляет в Керлеке 1,5.

Совершенно иную картину мы наблюдаем у хорасанских агам на участке II, где численно преобладает кавказская агама (табл. 3). Здесь обнаружены лишь две конспецифические моногамные семейные группы (на территориях самцов № 6 и № 15), причем в одной из них возраст самки не превышал 2 года, что указывает на очень низкую вероятность ее участия в репродукции (Атаев, 1985). Два других самца (№ 21 и № 32) хорасанской агамы, обитавшие в пределах участка II, оставались холостыми, а в семейной группе самца № 70 с фенотипом хорасанской агамы присутствовали только самки *caucasia*. Наконец, третья обитавшая здесь самка с фенотипом хорасанской агамы (№ 14) находилась в паре с самцом кавказской агамы № 72, хотя по соседству с участком этой пары располагался участок взрослого самца *erythrogastra* № 32. В целом соотношение полов среди хорасанских агам на участке II было сильно сдвинуто в пользу самцов (5 : 3), что представляет собой явную аномалию и может служить одной из причин формирования смешанных семейных групп.

Схема взаимоотношений между членами семейной группы

Взаимоотношения особей внутри семейной группы у агам обоих видов, а также в группах смешанного состава подчиняются общей схеме, которая, однако, может частично варьировать от случая к случаю. Самки, входящие в состав группы, иногда подолгу держатся вместе, сохраняя между собой дистанцию ~1 м или немного более. Чаще всего это происходит в тех случаях, когда возраст самок заметно различается и старшая

Таблица 2. Состав конспецифических семейных групп кавказской агамы (*L. caucasia*)

Номер, длина тела (мм) и примерный возраст (годы)*		Номер самки, достоверно вступавшей в телесный контакт с территориальным самцом**	Номер, длина тела (мм), и вид других агам на территории самца
территориального самца	самок на данной территории		
	Участок II		
№4; 131; 6	№38; 128; 5+ №2; 125; 4–5 №42; 95; 2	№2 (24 IV), ночевки совместные неподалеку друг от друга	№34; 61;1; *erythrogastra*
№22; 120; 4	I***; –; 4 II; –; 2	II (6 V)	
№18; 140; 6+	№13; 133; 5+ №43; 114; 4	№43 (12 V)	
№11; 127; 5	№20; 128; 5+ №16; 118; 4 I; –; 2 II; –; 4	№20 (21–22 IV) I (10V), ночевки совместные или неподалеку от него	№21; 125; 5; *erythrogastra* самец
№12			1; –; 2–3; *caucasia* (sex?)
№7; 131; 6	I; –; 4–5	I (?), совместная ночевка	№46; 84; 2; *caucasia* (sex?) №49; 86; 2; *caucasia* (sex?)
№73; 128; 5	№731; 130; 5+ №48; 103; 3	?	?
№57; 128; 5	№54; 123; 5 №53; 110; 3–4	№54 (12 V), совместная ночевка №38 (с территории самца №4), копуляция	–
	Участок I		
№25; 130; 6	№71; 113; 4	№71 (27 IV, 5 V), ночевки совместные или неподалеку друг от друга	–
	Участок III		
№26; 130; 6	№36; 130; 6+ №37; 116; 4	№37 (5 V)	Участки обитания самок перекрывают три соседние территории самцов erythrogastra №31, 40 и 41

*Возраст оценивается по числу пережитых особью зимовок, так что приведенные значения слегка завышены. Так, в первую весну жизни (возраст «1 год») индивид реально находится в возрасте 10 мес., во вторую весну (возраст «2 года») – в возрасте 1 год и 10 мес. и т.д.

**Имеется в виду церемония ухаживания самки за самцом.

***Римскими цифрами обозначены агамы, которых не удалось поймать и измерить.

Таблица 3. Состав конспецифических семейных групп хорасанской агамы (*L. erythrogastra*) и смешанных семейных групп

Номер, длина тела (мм) и примерный возраст (годы)*		Номер самки, достоверно вступавшей в телесный контакт с территориальным самцом**	Номер, длина тела (мм), и вид других агам на территории самца
территориального самца	самок на данной территории		
		Участок I	
№55; 140; 6+	№59; 122; 5 I***; –; 5		–
№47; 136; 7+	№27; 130; 6–6+ №44; 124; 5	№44, совместная ночевка	–
		Участок III	
№31; 124; 5	№33; 115; 4	Ночевка вместе или неподалеку друг от друга	Самки №36 и 37 *caucasia* (см. табл. 2) №30; 61; 1; *erythrogastra*
№40; 127; 5	№39; 115; 4	?	Самка №37 *caucasia* №35; 61; 1
№41; 119; 4	–	Самка №37 *caucasia* (5 V)	Самка №37 *caucasia*
		Участок II	
		Конспецифические семейные группы	
№6****; 133; 6–6+	№9; 129; 6–6+	№9 (10, 13, 15 V) №43 *caucasia* (12 V)	Самка №43 *caucasia* (см. табл. 2)
№15; 122; 5	№5; 90; 2	№5 (9 V)	Самец №12 *caucasia* (см. табл. 2)
№32; 130; 6–6+	–	–	?
		Смешанные семейные группы	
№70 *erythrogastra*; 133; 6–6+	№1 *caucasia*; 118; 3–4 №3 *caucasia*; –; 4 №45 *caucasia*; 95; 2 №8 *caucasia*; 95; 2	№1 (20 и 23 IV, 5 V), совместная ночевка №45 (?), возможно, совместная ночевка	№34 *erythrogastra*; 61; 1 №50 *erythrogastra*; 63; 1
№72 *caucasia*; 127; 5	№14 *erythrogastra*; 125; 5	№14 (6 V), совместная ночевка	I caucasia (sex?); –; 2

*Ориентировочное определение возраста *L. erythrogastra* проводилось по шкале, разработанной ранее для *L. caucasia* (Зыкова, Панов, 1991).
, * См. табл. 2.
****В 1993 г. на территории, занятой в 1994 г. самцов №6 *erythrogastra*, была поймана на ночевке еще одна смешанная пара: самец №8 *erythrogastra*, 130; 6–6+ X самка №5 *caucasia*, 130 (Зыкова, Панов 1991).

не воспринимает мелкую младшую как конкурента (например, самки *caucasia* № 731 и № 48 при самце № 73 – см. табл. 2).

Чаще, однако, каждая самка имеет собственный участок обитания внутри территории самца. В зонах перекрывания таких участков и при заходах одной из самок в центр участка другой возможны угрозы через сближение с последующим изгнанием пришелицы хозяйкой (самки *caucasia* № 1 и № 3 при самце *erythrogastra* № 70 – см. табл. 3). Границы участков обитания самцов не бывают строго очерчены, так что самка нередко

выходит за их пределы, попадая в зону перекрывания территорий двух или более соседних самцов одного либо разных видов. При этом возможны контакты сексуальной природы между данной самкой и самцом из другой семейной группы. Примером может служить насильственная копуляция между самцом *caucasia* № 57 и самкой *caucasia* № 38, зашедшей на его участок с территории самца *caucasia* № 4 (12.V – см. табл. 2).

Сравнительно широкие перемещения самок в окрестностях своего участка обитания наиболее характерны для сравнительно молодых самок (возраст 3-4 года), обладающих уже, однако, выраженными половыми потенциями. Такие самки в течение короткого времени могут по собственной инициативе контактировать более чем с одним самцом, причем самцы эти иногда принадлежат к разным видам. Так, самка *caucasia* № 37 утром 5 V находилась в обществе молодого холостого самца № 41 (примерно 4-х лет), а спустя полчаса она принимала солнечные ванны, лежа вплотную к «своему» самцу *caucasia* № 26. Другая самка *caucasia* № 43 вечером 12. V сблизилась с самцом *erythrogastra* № 6, пытаясь ухаживать за ним, а уже через 10 мин предприняла такую же акцию ухаживания в отношении самца *caucasia* № 18, с чьей территорией она была постоянно связана.

Самец-хозяин территории в течение определенного времени контактирует с одной из своих самок и лишь эпизодически делает попытки взаимодействовать с другими. В это время самец, как правило, постоянно ночует в убежище с самкой-фавориткой. При снижении сексуальной активности данной самки (вероятно, на определенной стадии после зачатия) он начинает уделять больше внимания другой самке из семейной группы, чаще оказываясь в пределах ее участка обитания. Этот процесс был наиболее полно прослежен на смешанной семейной группе самца *erythrogastra* № 70, на территории которого обитали четыре самки *caucasia* (см. табл. 3).

Уже в начале наблюдений (15.IV) самец № 70 значительную часть времени проводил с крупной самкой № 1, регулярно встречаясь с ней в излюбленном обоими месте свиданий – на одиночно стоящем валуне неподалеку от места ее ночевки. Здесь сближение агам вплотную и их своеобразные брачные игры мы наблюдали 15.IV (брачное поведение самца), 20 и 24.IV и 5.V (во все три даты – ухаживание самки за самцом и в последнюю из них – попытка копуляции). Первое время самец ночевал в собственном постоянном убежище, примерно в 70 м от ночевочного убежища самки, а в ночь с 23 на 24.IV перешел сюда и ночевал вместе с самкой на протяжении последующих 3-х недель. С конца первой декады мая контакты партнеров на камне свиданий становятся все реже, и ночь с 13 на 14.V самец проводит в своем первоначальном персональном убежище. Здесь с 11.IV ночует самка-двухлетка № 45, неподалеку от которой самца отмечали впоследствии 13 и 14.V (в последнем случае при выходе обоих с их общей ночевки). За весь период с 15.IV по 14.V самец № 70 лишь однажды безуспешно пытался войти в контакт с еще одной из своих самок (взрослая особь *caucasia* № 3). Она постоянно присутствовала на территории самца с 15 по 24.IV, после чего мы ее больше не встречали. Не исключено, что эта самка уже была оплодотворена к началу наших наблюдений, а затем мигрировала в поисках места для яйцекладки. Помимо описанных контактов самца № 70 с самками мы неоднократно (16, 20 и 21.IV, 8 и 15.V) отмечали его эпизодические погони за самками-второгодками № 45 и № 8, которые неизменно спасались от преследований бегством. Кроме того, этот самец пытался 13.V сблизиться с самкой *caucasia* (ее возраст 2–3 года) из семейной группы самца *caucasia* № 4 на территории последнего.

Подобные кратковременные выходы за границы собственного участка характерны для самцов в тот период, когда самки его группы не проявляют выраженной половой активности, а также для холостых самцов. В последнем случае возможны даже попытки гомосексуальных копуляций самца-пришельца с хозяином соседней территории. Такова попытка спаривания холостого самца № 12 с самцом № 57 (12.V).

Хронология социо-сексуального поведения

Для обоих видов агам нормой являются своеобразные тесные взаимодействия по инициативе самки. Последняя приближается к самцу, обходит его по кругу, многократно проползая по спине партнера и пытаясь подлезть под него по нескольку раз подряд. Если самец готов к двухстороннему взаимодействию, он также начинает двигаться по кругу параллельно траектории движения самки либо во встречном направлении. Затем самец, будучи преследуем самкой, повторяющей ритуал ухаживания, стремится уйти (слабая мотивация), либо пытается схватить самку за загривок (сильная мотивация, намерение копулировать), в ответ на что самка обычно убегает. Лишь в одном из многих десятков такого рода взаимодействий, наблюдавшихся нами у кавказских агам, встреча партнеров закончилась копуляцией. Имея это в виду, мы рассматриваем данный тип контактов как механизм установления и укрепления персональных связей между половыми партнерами. Эти взаимодействия происходят после выхода с совместной ночевки, в специальных местах свиданий, а также изредка перед уходом партнеров на ночлег в общее убежище. Схема описанного взаимодействия у кавказской и хорасанской агам выглядит идентичной.

Поскольку истинные копуляции у обоих видов агам приходится наблюдать на удивление редко (три случая за 10 лет пристального изучения поведения кавказской агамы), описанные брачные игры служат единственным показателем присутствия половых (или, точнее, социо-сексуальных) мотиваций у тех или иных индивидов.

Мы наблюдали соответствующее поведение в семейных группах кавказской агамы 15, 21, 22, 24 и 27.IV, 5, 6 и 12.V (см. табл. 2), а в конспецифических парах хорасанской агамы – 9, 10, 12, 13 и 15.V. Эти данные наводят на мысль, что у второго вида половая активность пробуждается весной в несколько более поздние сроки, хотя данных для окончательных заключений на этот счет недостаточно. В смешанной семейной группе на территории самца с фенотипом *erythrogastra* (№ 70) ухаживание за ним самки *caucasia* № 1 мы наблюдали 20 и 24.IV и 5.V, в смешанной паре самец *caucasia* № 71 x *erythrogastra* № 14 прерванная попытка такого рода ухаживания отмечена 6.V.

Особенности фенотипического состава смешанной популяции

Хотя доля смешанных семей на участке II оказалась довольно высокой (в 1994 г. две из 13, по которым имеются исчерпывающие данные, т.е. 15.4%), вопрос о присутствии в изученной популяции особей гибридного происхождения остается открытым. Все проанализированные экземпляры *caucasia* характеризуются высокой стандартностью видовых признаков, что позволяет в настоящий момент опровергнуть предположение о присутствии среди них гибридов. Выборка по хорасанским агамам выглядит несколько менее стандартизированной, и здесь влияние генов *caucasia* нельзя исключить полностью. В этом отношении наиболее интересна самка № 44 (из семейной группы старого самца *erythrogastra* № 47), которая по ряду признаков пропорций и фолидоза уклоняется в сторону *caucasia*. Некоторые подозрения вызывает также самец № 70 с фенотипом *erythrogastra*, выделяющийся в выборке максимальной длиной хвоста, сравнительно плоской головой и максимальным числом чешуи вокруг середины тела (102 при размахе значений этого признака в выборке по самцам от 82 до 96 и средней 89.7 ± 1.00). Кроме того, этот самец резко отличался от всех прочих самцов *erythrogastra* своим ярко выраженным территориальным поведением и высокой двигательной активностью.

На рис 3 и 4 приведены результаты обработки нашей выборки методом главных компонент и с применением кластерного анализа. Использованы три переменные: число чешуи вокруг середины тела, отношение длины хвоста к длине тела и отношение ширины головы к ее высоте. Из анализа была исключена значительная часть выборки, включающая в себя особей с утраченными (из-за естественного травматизма) дисталь-

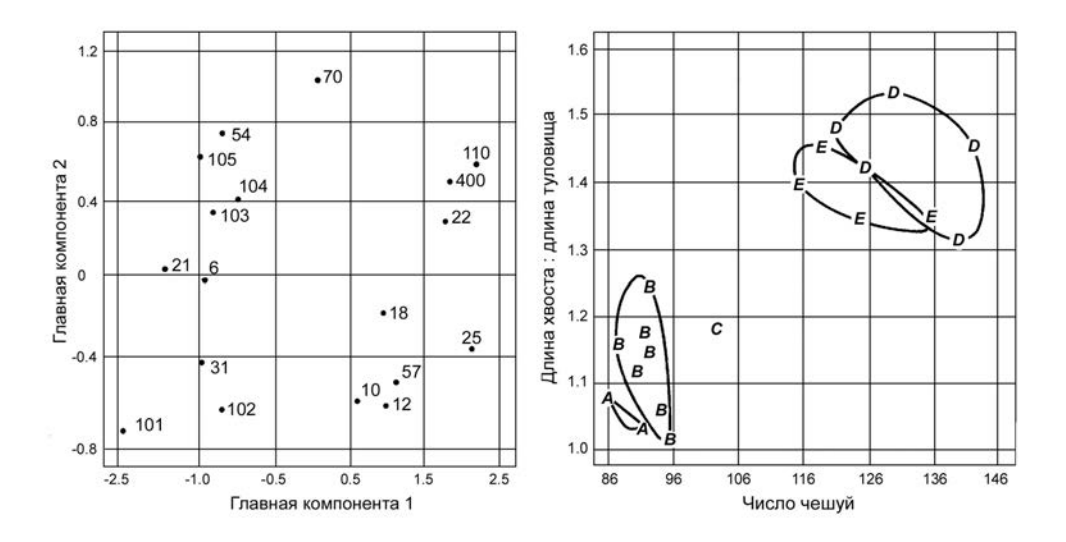


Рис. 3. Результаты анализа выборки по самцам двух видов агам из Дарохбейта методом главных компонент (I) и кластерного анализа (II). В левой части поля I – самцы *L. erylhrogastra*, в правой – самцы *L. caucasia* (цифры – номера индивидуальных меток самцов). В поле II выборка по хорасанским агамам распадается (слева внизу) на три кластера, один из них (точка С) включает в себя единственного самца № 70; выборка по кавказским агамам (справа) распадается на два кластера.

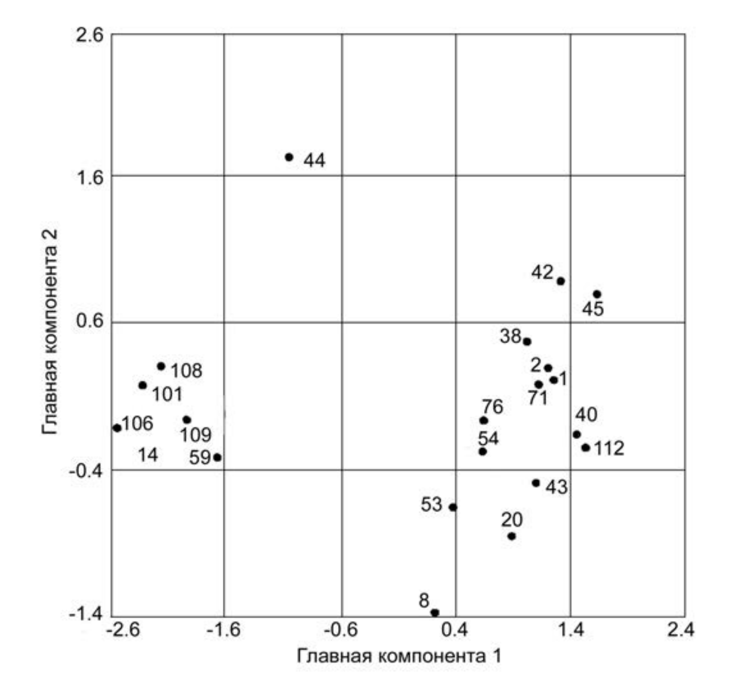


Рис. 4. Результаты анализа выборки по самкам двух видов агам из Дарохбейта методом главных компонент. В левой части поля – самки *L. erythrogastra* (самка № 44 явно отклоняется от нормы), в правой части – самки *L. caucasia*.

ными сегментами хвоста. Можно видеть, что самка № 44 и самец № 70 заметно отклоняются от стандартного фенотипа хорасанских агам.

Отношение к основным средовым ресурсам

По характеру своих экологических потребностей популяции обоих видов в Дарохбейте выглядят чрезвычайно сходными. Мы коротко обсудим их реакции на изменения температурного режима, а также специфику кормового поведения и избирательность в отношении убежищ.

Активность обоих видов агам при смене внешних температур изменяется в соответствии с единым принципом. Спад активности наблюдается не только при резких похолоданиях (27–29.IV), но и при повышении дневных температур сверх 30 °С (Панов, Зыкова, 1985). Выход особей обоих видов с ночевки происходит практически одновременно (что, в частности, хорошо видно при наблюдении за смешанными семейными группами), так же, как и уход на ночлег. В разные дни выход с ночевки может быть приурочен к разному времени (от 7.00 до 13.00 в достаточно теплые дни без сильного ветра). Часы выхода с ночевки определяются температурой воздуха и степенью нагретости субстрата, зависящей от состояния погоды накануне. Второй фактор представляется более важным, так как размах значений температуры воздуха в момент выхода с ночевки весьма значителен: от +10 до +24 °С. В жаркие дни пик активности у обоих видов двухвершинный: примерно с 8.00 до 11.00 и с 16.00 до 18.00. При сильной жаре значительная часть особей не выходит на поверхность из дневных убежищ после полудня, и вечерний пик активности в этом случае не выражен. Те индивиды, которые все же активны в это время, возвращаются на ночевку около 18–19 *ч* (при температуре воздуха не менее + 20 °С).

Визуальные наблюдения позволяют утверждать, что основу питания обоих видов (по крайней мере весной) составляют растительные корма. При этом спектр потребляемых объектов достаточно широк. Агамы постоянно используют в пищу генеративные органы различных травянистых растений из семейств сложноцветных, маковых, ирисовых и т.д. Излюбленным кормом оказываются также цветы астрагалов, при поедании которых агамы нередко забираются на куст и лазают по ветвям. Постоянно используются также вегетативные части растений – листья астрагалов, побеги мака и молодая поросль полыни. Это лишь неполный перечень объектов из пищевого рациона агам (см. также Панов, Зыкова, 1985). Важно подчеркнуть, что все перечисленные виды растений в Дарохбейте утилизируются обоими видами. Коль скоро многие из этих растений доминируют в травяном покрове (маки, полыни) или среди ландшафтообразующих кустарников (астрагалы), пригодная для агам пища, вне всякого сомнения, находится в избытке. Животные корма составляют, очевидно, лишь эпизодическую добавку к питанию. Интересно, что при поедании растительных объектов (цветов, колосьев злаков) агамы используют те же приемы, что и при ловле летающих насекомых: ящерицы срывают приглянувшиеся им части растений, высоко подпрыгивая вверх.

Мы не обнаружили никаких различий между двумя видами в использовании долговременных убежищ. Это глубокие щели в песчаниковом монолите, образующиеся в результате выветривания. На южном и северном отрезках долины возможно также обитание хорасанских агам в норах млекопитающих.

Заключение

Приведенные данные позволяют сделать некоторые выводы, касающиеся проблем межвидовой конкуренции и репродуктивной изоляции между изученными симпатрическими и симбиотопическими видами агам. Поскольку основные ресурсы (пища и

убежища) находятся в избытке, проблема эксплуатационной конкуренции между кавказской и хорасанской агамами в Дарохбейте не стоит сколько-нибудь остро. Потенциальная угроза конкуренции, проистекающая из очевидного сходства в экологических потребностях обоих видов, должна нивелироваться механизмами межвидовой территориальности, которую можно рассматривать как проявление интерференционной конкуренции. Однако межвидовая территориальность (как и внутривидовая) в данном случае допускает все же значительные перекрывания индивидуальных участков обитания. Каждая взрослая особь сохраняет в своем исключительном пользовании достаточно обширную центральную зону участка, где и сосредоточена основная активность данного индивида. Ранее для кавказской агамы было показано (Панов, Зыкова, 1985), что в одновидовых популяциях этого вида территориальность самцов служит одним из важнейших факторов, ограничивающих рост численности и плотности населения. Очевидно то же самое должно происходить в смешанной популяции двух видов с одинаковыми системами рассредоточения индивидов при условии существования межвидовой территориальности. Иными словами, перед нами пример того, как мягкая интерференционная конкуренция предотвращает эксплуатационную, удерживая смешанную популяцию в определенных границах численности и плотности.

Переходя к вопросу о действенности механизмов репродуктивной изоляции, можно утверждать, что этологические преграды оказываются здесь недостаточно надежным звеном. Отчасти это обусловлено тем, что формирование связей между половыми партнерами является в известном смысле процессом «вынужденным»: самка устанавливает постоянную связь со своим участком обитания в первый год жизни, не ориентируясь на присутствие будущего полового партнера (Панов, Зыкова, 1993). В результате к моменту половозрелости она может оказаться на территории (и в семейной группе) неконспецифического самца. Тем не менее отсутствие (или крайняя редкость) экземпляров с фенотипами промежуточного характера указывает на существование весьма эффективных факторов, противодействующих широкой гибридизации. Естественно предположить, что их роль играют посткопуляционные барьеры, характер которых пока не ясен (это может быть блокирование зачатия при межвидовых скрещиваниях, эмбриональная смертность гибридов и т.д.).

Вместе с тем мы не исключаем возможности весьма ограниченного обмена генами между кавказской и хорасанской агамами, протекающего по принципу «бутылочного горлышка». Ранее мы указывали на существование фенотипически промежуточных экземпляров между рассматриваемыми видами и на этом основании предположили реальность существования смешанных популяций с отдельными эпизодами гибридизации внутри них (Зыкова, Панов, 1990; Панов, Зыкова, 1993). Представленные здесь результаты отчасти подтверждают эти предсказания. В пользу реальности присутствия в смешанных популяциях особей гибридного происхождения свидетельствует своеобразный фенотип самки № 44 (см. выше).

Тесная симбиотопия – явление, очевидно, локальное в зонах симпатрии изученных видов агам. В частности, в недавно описанном в Туркменистане участке ареала хорасанской агамы протяженностью ~ 120 км с востока на запад этот вид сосуществует с кавказской агамой лишь в урочищах Дарохбейт и Арчинян (Атаев, 1993). В силу подобной локальности сосуществования видов было бы рискованно обсуждать саму возможность явления «смещения признаков» (предполагающего, как известно, их ускоренную дивергенцию), поскольку такого рода процессы в принципе допустимы лишь с вовлечением разновидовых популяций высокой численности в масштабах обширного региона.

Любопытно, что в Дарохбейте наблюдается не дивергенция, а скорее конвергенция двух видов агам по ряду признаков. У харасанских агам это проявляется в тенденции к уплощению головы и в уменьшении числа крупных чешуи в. поперечнике спинной полосы (см. также Туниев и др., 1991и наши данные сравнения выборок из одновидовой

популяции Бадхыза и из Дарохбейта), у кавказской агамы – в уменьшении числа чешуи вокруг середины тела (минимальные значения среди всех изученных популяций) и в присутствии у большинства самок функционирующих голокриновых желез в области анальных пор (признак, характерный для хорасанской агамы и отмеченный нами лишь у кавказских агам Дарохбейта и Теджена). Оба вида имеют в Дарохбейте одинаковый размах варьирования общих размеров, в то время как в соседних регионах одновидовые популяции характеризуются меньшими (кавказская агама в Центральном Копетдаге) или большими (хорасанская агама в Бадхызе) размерами.

Только дальнейшие тщательные полевые исследования вместе с анализом ДНК позволят установить, не являются ли все названные новообразования конвергентного характера результатом давно идущего слабого потока генов между восточнокопетдагскими популяциями кавказской и хорасанской агам.

Пользуемся случаем принести свою глубокую признательность сотрудникам Института зоологии Туркменистана С.М. Шаммакову и Ч. Атаеву, любезноуказавшим нам перспективное место для проведения полевых работ. Мы также благодарны сотрудникам Сюнт-Хасардагского заповедника (Туркменистан) В. Лукаревскому и С. Букрееву, помогавшим нам в отлове агам. Работа не могла быть осуществлена без постоянного всестороннего содействия командования пограничных войск в Туркменистане (в особенности майора А.Л. Абашина и начальников заставы Махмал капитанов С.С. Свертка и Д.К. Атахаджаева). Исследование финансировалось Российским фондом фундаментальных исследований.

Литература

Ананьева Н.Б., Атаев Ч. 1984. *Stellio caucasius triannulatus* ssp. nov – новый подвид кавказской агамы из юго-западной Туркмении. Тр. Зоол. ин-та АН СССР 124: (Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран): 4-11. Л.

Атаев Ч. 1985. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашхабад: Ылым. 345 с.

Атаев Ч. 1993. О совместном обитании кавказского и хорасанского стеллионов на Восточном Копетдаге. Изв. АН Турменистана. Сер. биол. наук 2: 63.

Зарудный Н.А. 1897. Заметки о чешуйчатых и голых гадах из северо-восточной Персии. Ежегодник зоол. музея Императ. Акад. Наук II: 349-361.

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1990. О возможности гибридизации между кавказской (*Stellio caucasius*) и хорасанской (S. *erythrogaster*) агамами. Зоол. ж. 69(7): 103-106.

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1991. Долговременное изучение роста кавказской агамы. Зоол. журн. 70(12): 81-90.

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1993. Свидетельства в пользу гибридизации между кавказской (*Stellio caucasius*) и хорасанской (*S. erythrogaster*) агамами. Тр. Зоол. музея МГУ 30: 214-219. М.: Изд. МГУ.

Панов Е.Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука, 1989. 510 с.

Панов Е.Н, Зыкова Л.Ю. 1985. Сравнительная биология степной и кавказской агам (*Agama sanguinolenta*, *A. caucasica*) бассейна р. Сумбар (Западный Копетдаг). С. 185-204 в: Растительный и животный мир Западного Копетдага. Ашхабад: Ылым.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1993. Социальная организация и демография кавказской агамы *Stellio caucasius*. Зоол. журн. 72(6): 74-93.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1995. Изменчивость и дифференциация популяций в комплексе *Laudakia caucasia* (Reptilia, Agamidae). Успехи соврем биол. 115 (3): 293-315.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Гаузер М.Е., Васильев В.И. 1987. Зона интерградации разных форм комплекса *Stellio caucasius* в юго-западной Туркмении. Зоол. ж. 66(3): 402-411.

Туниев Б.С., Атаев Ч., Шаммаков С. 1991. *Stellio eryihrogaster nurgeldievi* ssp nov (Agamidae, Sauria) – новый подвид хорасанского стеллиона из Восточного Копетдаг. Изв. АН Туркменской ССР. Сер. 6иол.науки 6: 50-55.

Anderson, S.C, Leviton A.E. 1969. Amphibians and reptiles collected by the Street expedition to Afghanistan, 1965. Proc Calif. Acad Sci. Ser.4. 37 (2): 25-56.

Baig Kh. J. 1992. Systematic studies of the *Stellio*-group of agama (Sauna: Agamidae). Ph. D. diss. Islamabad: Quaid-i-Azam Univ. 287 p.

23. Сигнальное поведение и коммуникация у черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* (Aves, Lari) как показатель его положения внутри подсемейства Larinae[1]

Подсемейство чаек Larinae представляет собой четко обособленную группу в составе подотряда Lari отряда Charadriiformes. Хотя чайки – это одна из наиболее интенсивно исследуемых групп птиц, таксономическая структура подсемейства до сих пор остается предметом дискуссий. Согласно одной из точек зрения, все 45 существующих ныне видов принадлежат единственному роду *Larus*. При альтернативном подходе внутри подсемейства выделяют до 12 родов, что может быть оправдано, принимая во внимание широкую радиацию видов по признакам морфологии и поведения (см. Ильичев, Зубакин, 1988). Даже сторонники широкой трактовки рода *Larus* вынуждены признать его явную гетерогенность и, следовательно, иерархический характер его таксономической структуры. В частности, Дуайт (Dwight, 1925) акцентирует далеко зашедшую дивергенцию кластеров близкородственных видов, придавая каждому из них ранг подрода. Один из трех подродов, принимаемых в схеме этого автора, представлен единственным видом – черноголовым хохотуном *Larus ichthyaetus*. Вольтере (Wolters, 1975), следующий узкой концепции рода, идет еще дальше, выделяя названный вид в самостоятельный монотипический род *Ichthyaetus*.

Эта позиция находится в противоречии с широко известной схемой Мойнайна (Moynihan, 1959), который помещает черноголового хохотуна в «группу примитивных капюшонных чаек» подрода *Xema* вместе с 6 другими видами чаек Старого и Нового Света. Хотя ревизия, проведенная Мойнайном, базировалась, по утверждению этого автора, «главным образом на сравнительном анализе поведения», он не располагал сколько-нибудь адекватными этологическими данными по черноголовому хохотуну, как и по целому ряду других видов, оказавшихся в составе упомянутого кластера.

В настоящей работе предпринята попытка установить, с использованием методов сравнительно-этологического анализа, возможную степень филогенетической близости черноголового хохотуна к другим видам гипотетической «группы примитивных капюшонных чаек» и дать реалистическую оценку положения изученного вида внутри подсемейства Larinae.

Другая задача, стоявшая перед авторами, состояла в том, чтобы показать, каким образом сигнальное поведение черноголового хохотуна вписывается в весьма своеобразную систему социальной организации этого вида. Последняя характеризуется предельно высокой концентрацией птиц в гнездовых колониях, что приводит к существенному снижению репродуктивного потенциала за счет целого ряда факторов, зависящих от плотности – таких как внутривидовое хищничество, инфантицид, благоприятные условия для мародерства со стороны наземных и пернатых хищников (см. Панов и др., 1980; Костина, Панов, 1982; Панов, Зыкова, 1982, 1987; Зыкова, Панов, 1988).

Материал и методы

Фактический материал получен в весенне-летние месяцы (конец марта-начало июня) 1978, 1980, 1983, 1984, 1986 и 1987 гг. Исследовали биологию гнездования черноголо-

[1] Е.Н.Панов, Л.Ю. Зыкова. Зоол. ж. 2001 80(7): 839-855.

вого хохотуна на островах оз. Тенгиз (северный Казахстан) и юго-восточного Каспия (залив Кара-Богаз-Гол, о-в Огурчинский). Наряду с изучением пространственной структуры поселений и влияния ювенильной смертности на репродуктивный успех в колониях разной величины и плотности, собирали этологические данные для описания сигнального поведения и коммуникативной системы вида. Наблюдения и фотосъемку проводили из укрытий, расположенных за пределами колонии, а результаты наблюдений наговаривали на диктофон. В некоторых колониях наблюдениям предшествовало частичное индивидуальное мечение взрослых птиц и массовое – птенцов. Звуковые сигналы фиксировали с помощью портативного магнитофона Sony TC-800. Общее время наблюдений составило 185 ч. Обработка фонограмм проведена в Лаборатории сравнительной этологии и биокоммуникации ИПЭЭ РАН с использованием программы A-PC Avisoft-Sonagraph. Этограммы выполнены с фотокадров. Все средние значения в статье даны с указанием стандартного отклонения.

Результаты

Общие черты биологии и репродуктивного поведения черноголового хохотуна

Черноголовый хохотун – одна из самых крупных чаек мировой фауны со средним весом самцов приблизительно 1600 г и самок 1220 г. Гнездовые поселения располагаются на ровных, лишенных растительности участках островов, лишь незначительно приподнятых над уровней водоема и находящихся подчас в зонах затопления. Внутри колоний, численность которых варьирует в широких пределах (от 2-3 десятков до 600-700 пар) гнезда располагаются неравномерно. Плотно заселенные участки (субколонии) крупных колоний, приуроченные обычно к слабым возвышениям рельефа, могут состоять всего из нескольких гнезд либо включают в себя многие их десятки. Намечается отрицательная корреляция между числом гнезд в субколонии и средним минимальным расстоянием между ними. Так, в субколониях, объединяющих 100 и более гнезд, расстояния между гнездами 0.4–0.5 м, тогда как в мелких кластерах, включающих в себя менее десятка гнезд они составляют 1.4–3.2 м (Панов, Зыкова, 1982). Крайне редко черноголовые хохотуны гнездятся одиночными парами.

Большая колония выдает себя издалека громким хором десятков птиц, контрастная окраска которых также демаскирует поселение на большом расстоянии. С более близкой дистанции хорошо видны кластеры гнезд. Края гнезд вскоре после начала гнездования становятся белыми от испражнений насиживающих чаек. Дефекация на край гнезда и почти белая, лишенная криптичности окраска пуховых птенцов воспринимаются как отсутствие адаптации, направленных на маскировку гнезда и колонии в целом.

Вылупление птенцов одного выводка занимает обычно 4–5 дней, максимально до 7 (в среднем 4.3 ± 0.5 сут, n = 15). Из небольших разреженных субколоний родители склонны уводить птенцов как можно раньше – через 1–4 дня после вылупления всех птенцов выводка, а иногда даже в день вылупления последнего из них (в среднем через 2.3 ±1.4 сут, n = 13). По мере ухода выводков численность птиц в мелких субколониях быстро идет на убыль, так что эти группировки перестают существовать через неделю-другую после начала вылупления птенцов. Выводки из таких субколоний обычно направляются в места с максимальным скоплением чаек, в крупные и плотные субколонии, где в силу притягательного для черноголовых хохотунов «эффекта массы» выводки склонны оставаться более длительное время. В результате в крупных субколониях динамическая плотность взрослых птиц и птенцов еще более увеличивается по сравнению с начальным периодом гнездования. Увеличение численности и плотности, равно как усиливающаяся по мере взросления птенцов мобильность резидентных (и пришлых) вы-

водков ведут к нарастанию частоты агрессивных контактов между взрослыми членами поселения и к всевозможным эффектам дезорганизации.

С распадом и частичным перемешиванием выводков на месте крупной субколонии, расположенной нередко близ геометрического центра поселения, могут сформироваться так называемые «ясли», где плотные группы подросших птенцов находятся в окружении постоянно меняющегося контингента взрослых чаек. Затем такие ясли начинают мало-помалу перемещаться в сторону мелководной лагуны, где птенцы при появлении опасности сразу же уходят в воду. Возможен также иной ход событий, при котором ясли изначально формируются на краю острова, куда по мере взросления молодняка мигрируют семьи из разных, пространственно разобщенных колоний. Ясли, как и гнездовые колонии, характеризуются весьма высокой плотностью птиц и большим количеством агонистических контактов (см. Костина, Панов, 1982).

Таким образом, стремление особи пребывать в составе компактных агрегаций, где индивидуальные дистанции сопоставимы с размерами самих птиц, сохраняется на протяжении всего гнездового периода. Хроническое переуплотнение группировок определяет тот своеобразный социальный климат, на фоне которого протекают процессы коммуникации в гнездовых поселениях черноголового хохотуна.

Репертуар коммуникативных сигналов

Видоспецифическое сигнальное поведение птиц может быть адекватно описано как континуум полимодальных вокально-оптических сигналов, построенный на комбинаторике ограниченного числа исходных компонент. Однако для целей сравнительного анализа приходится сильно схематизировать структуру коммуникативной системы. Схематизация состоит прежде всего в том, что оптические и вокальные компоненты рассматриваются, в целях удобства описания, отдельно друг от друга. Кроме того, континуумы моторики поведения и его акустического сопровождения искусственно расчленяются на отдельные «кадры», анализируемые в произвольном порядке, вне канвы реального коммуникативного процесса. (Панов и др., 1991, 1991*а*).

Дальнейшее изложение будет построено на рассмотрении нескольких вокально-оптических комплексов (так называемых «главных демонстраций»), которые традиционно используются в качестве классификационных категорий в сравнительной этологии чаек. При этом мы попытаемся указать также на те структурные отношения и взаимосвязи, которые делают каждый такой комплекс частью многомерного поведенческого континуума. Затем будут описаны вокальные компоненты тех же конструкций и некоторые акустические сигналы, используемые в других ситуациях.

Видоспецифические моторные координации. **Прямая поза** (рис. 1*а–д*). Специфика ее у черноголового хохотуна состоит в том, что поза нередко удерживается чайкой на протяжении многих минут, и оказывается, по существу, характернейшим фоновым элементом (инвариантом) всего коммуникативного процесса. Мы связываем это с отсутствием у вида гнездовых территорий в общепринятом смысле этого слова, что исключает возможность обеспечения устойчивой пространственной изоляции индивида от прочих членов локальной группировки. Поэтому чайка редко оказывается в состоянии релаксации и постоянно пребывает в готовности отразить нападение со стороны. Прямая поза удерживается чайкой, когда она после посадки в колонии движется по земле к своему гнезду между агрессивно настроенными собственниками десятков других гнезд, а также во время пребывания на собственной микротерритории при малейшем намеке на назревающий конфликт.

С функциональной точки зрения прямая поза является, по-видимому, демонстрацией самоутверждения, в какой-то степени аналогичной «горделивой позе» домашнего петуха. Как мы увидим ниже, эта поза используется особями обоих полов как при фор-

мировании брачных пар (преобладание половых мотиваций), так и во всевозможных агностических контактах (агрессивная мотивация). Нарастанию последней соответствует обогащение исходного набора признаков прямой позы такими элементами как распушение оперения головы и груди, приподнимание спинных и плечевых партий контурного оперения, разворачивание рулевых (рис. 1*в–д*).

«Огрызание». Те же самые элементы характеризуют конфигурацию «позы огрызания» (рис. 1*ж, з*), которая, судя по всему, отвечает максимальному уровню агрессивной мотивации. Чайка угрожает оппоненту, проделывая в его сторону повторяющиеся выпады головой с широко раскрытым клювом и с демонстрацией желто-оранжевого зева. Аналогичное поведение наблюдается при нападении взрослых птиц на птенцов. О том, что

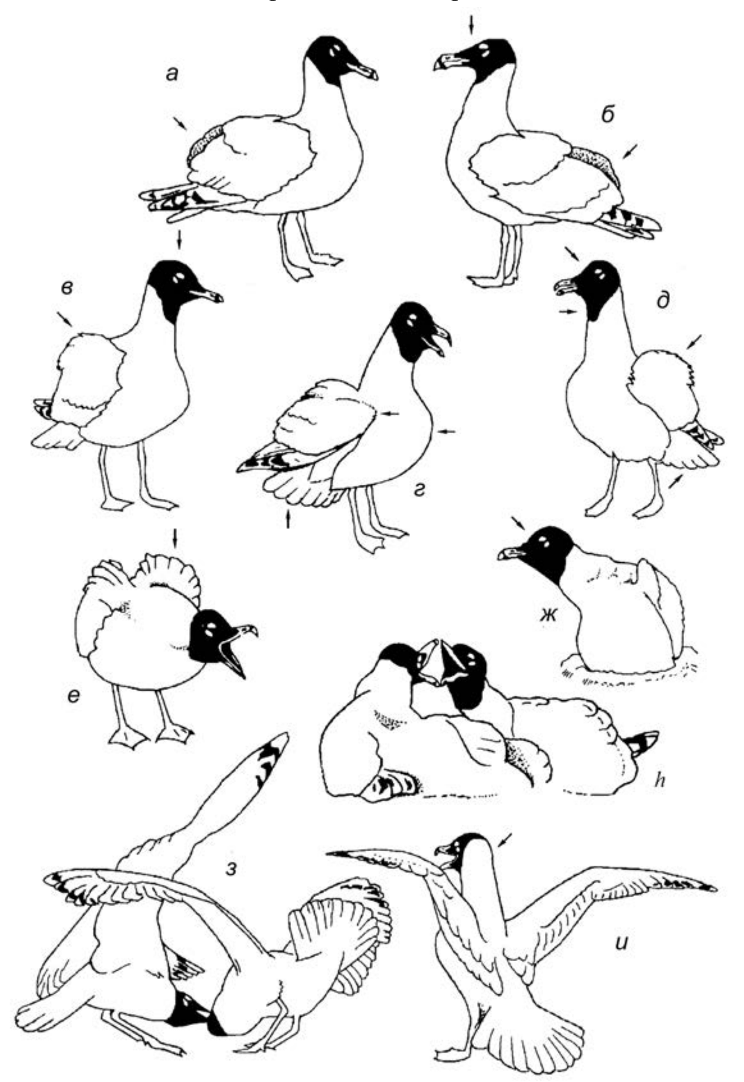


Рис. 1. Элементы моторики сигнального поведения черноголового хохотуна: *а – г* – прямая поза (*а* – самка, *б* – самец, *в – д* – нарастание мотиваций агрессии); *е* – переход к позе «огрызания» (*ж*)*; з* – взаимные угрозы двух птиц, сидящих на гнездах; *и* – угроза с развернутыми крыльями; *к* – драка (один из соперников удерживает другого за клюв). Характерные особенности поз акцентированы стрелками.

прямая поза и поза огрызания принадлежат единому комплексу агонистического поведения, свидетельствует существование поз, промежуточных между той и другой (рис. 1*ж*).

Долгий крик. Эта демонстрация может быть условно разложена на три фазы: 1. наклон головы (часто из прямой позы), при котором широко раскрытый клюв движется асимметрично вниз, так что подклювье входит в соприкосновение с оперением шеи с той или другой ее стороны (рис. 2*а, 2б*); 2. раскрытый клюв движется кверху, оказываясь в итоге под углом около 30° выше горизонтали (рис. 2*в*, *г*). В фазах 1 и 2 произносится своеобразное низкое «мычание»; 3. Голова с раскрытым клювом резко вскидывается от одного до четырех раз вверх и немного назад (в среднем 2.1 раз, $n = 30$), и каждое такое движение сопровождается коротким, грубым «хаа» (рис. 2*д*). Движения третьей фазы иногда отсутствуют. Сгибы крыльев неизменно прижаты к туловищу и скрыты под контурным оперением боков груди и передней части брюха.

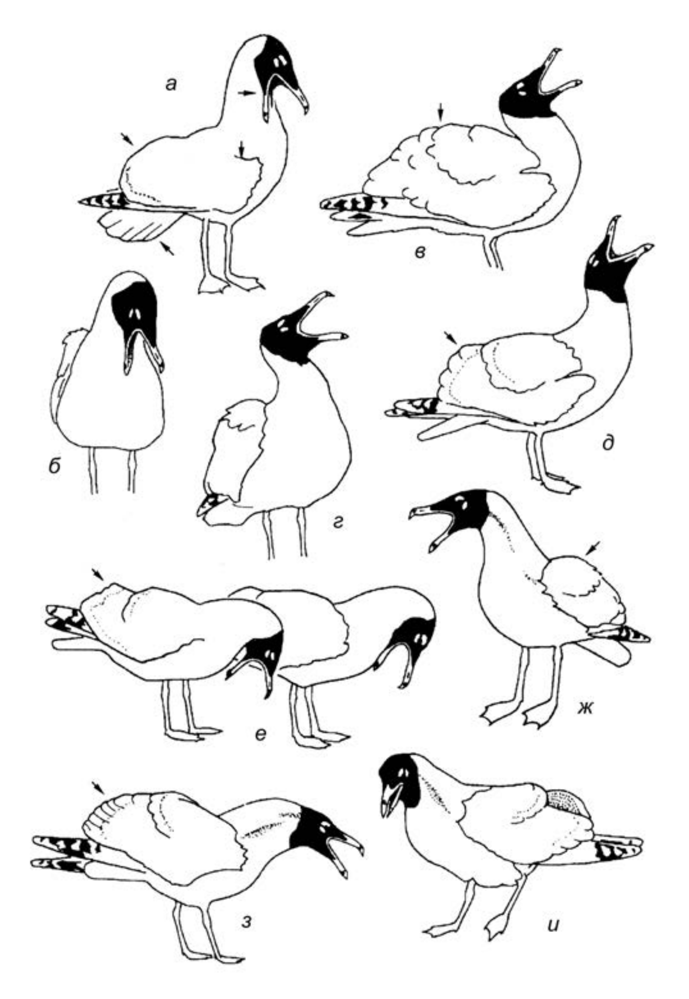


Рис. 2. Моторика демонстраций «долгий крик» и «мяукающий крик» у черноголового хохотуна: *а, б* – первая фаза при типичном воспроизведении долгого крика; *в, г* – вторая фаза; *д* – третья фаза; *е* – нетипичный вариант долгого крика с элементами мяукающего крика (синхронное исполнение самцом – на заднем плане и самкой – на переднем); *ж* – мяукающий крик при вертикальном положении туловища; *з, и* –типичный мяукающий крик. Характерные особенности поз акцентированы стрелками.

Создается впечатление, что порог проявления этой акции у черноголового хохотуна существенно ниже, чем у большинства палеарктических чаек, и наблюдать ее можно очень часто. Долгий крик одной птицы стимулирует ту же реакцию у других, так что сигналы воспроизводятся по принципу цепной реакции, сливаясь временами в громкий монотонный рев, по которому издалека можно определить местоположение клуба, колонии либо яслей.

Поза при мяукающем крике. Эту демонстрацию приходиться наблюдать много реже всех, перечисленных выше. Существует целый ряд вариантов поз и вокализации, как бы промежуточных между демонстрациями долгого и мяукающего крика (рис. 2*е, ж).* Кроме того, прослеживается определенная структурная связь между мяукающим криком и слабо дифференцированным комплексом опускания клюва. В этот комплекс входят такие акции, как пристальный взгляд вниз и зачаточные (типа «движений намерения») либо нерешительные прикосновения клювом к грунту. Такого рода акции могут входить в качестве начального элемента в поведенческие ансамбли, связанные с выбором места для гнезда, кормления птенцов либо нападений на них, приводящих к инфантициду.

Прикосновения клювом к земле на стадии формирования пары и выбора места для гнезда в функциональном плане представляют собой некий аналог «кашляния», отсутствующего в выраженной форме в дефинитивном сигнальном репертуаре черноголового хохотуна. О едином мотивационном обеспечении всего этого комплекса, несущего признаки внутреннего конфликта и определенной амбивалентности, свидетельствуют наблюдения над становлением сигнального поведения в онтогенезе черногологолового хохотуна (см. ниже, раздел посвященный этой теме).

Сгорбленная поза. Это своего рода функциональный антипод прямой позы, свидетельствующий о состоянии неуверенности либо страха. Поза очень характерна для птенцов и неполовозрелых птиц, но также входит в репертуар поведения самки на начальных стадиях формирования пары (рис. 3*б*) и в моменты выпрашивания ею корма

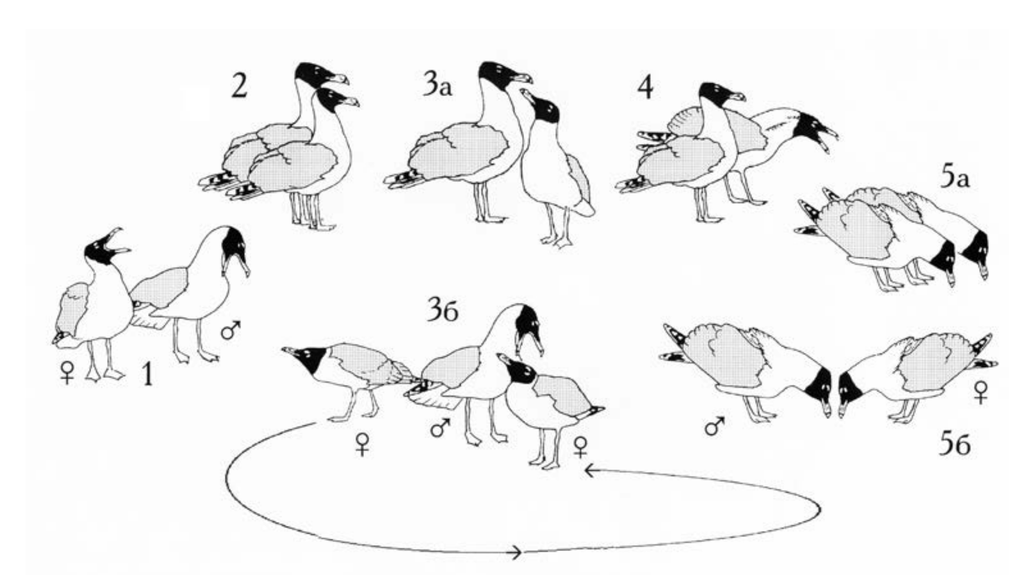


Рис. 3. Схема поведения самца и самки при формировании пары; 1 – обмен долгими криками; 2 – партнеры в одинаковых прямых позах (у самки белый затылок); 3 – самка обходит самца и вскидывает голову из прямой (а) либо сгорбленной (б) позы; 4 – самец воспроизводит мяукающий крик; 5 – два варианта (*а, б*) церемонии выбора места для гнезда. В верхнем ряду самка везде на переднем плане.

у самца. В подобных ситуациях сгорбленная поза сопровождается резкими ритмичными вскидываниями головы, синхронизированными с короткими звуковыми сигналами.

Эти движения, при которых слегка приоткрываемый клюв оказывается на мгновение направленным под небольшим углом кверху, сочетаются в некоторых случаях с другими позами, в частности, с «повседневной» и с прямой. Вскидывание головы воспроизводится самкой (иногда также и самцом) во время копуляции. Напрашивается мысль, что рывки головой кверху в заключительной фазе долгого крика могут быть производной от движения вскидывания головы, которые выступают в качестве стереотипных моторных координации уже на сравнительно ранних стадиях постнатального онтогенеза.

Сгорбленную позу нередко приходится наблюдать у птиц, транспортирующих в клюве строительный материал для гнезда. Та же поза, сопровождаемая регулярным вскиды-

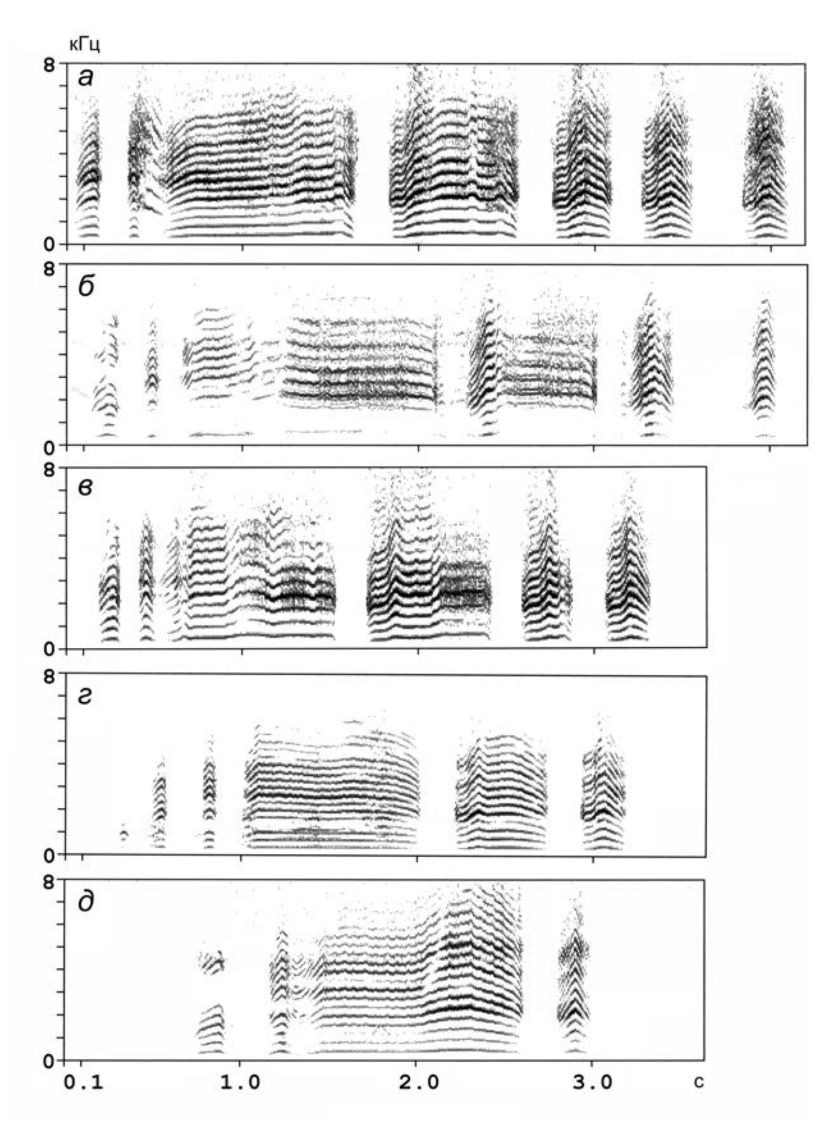


Рис. 4. Изменчивость долгого крика у черноголового хохотуна. В нижней позиции – вариант, промежуточный между долгим и мяукающим криком.

ванием головы, постоянно используется во взаимодействиях молодых птиц в первые лето и осень их жизни. При таких контактах один из партнеров ведет себя так, словно выпрашивает корм у другого. При этом активный партнер настойчиво теребит своим клювом клюв пассивного. Вероятно, эти контакты способствуют установлению длительных персональных связей между неполовозрелыми особями (см. Rhijn, Groothuis, 1987).

Репертуар акустических сигналов. В приводимом здесь перечне затронуты лишь те звенья многомерного звукового континуума, которые принято использовать в сравнительной этологии чаек, поэтому данный каталог не претендует на исчерпывающую полноту.

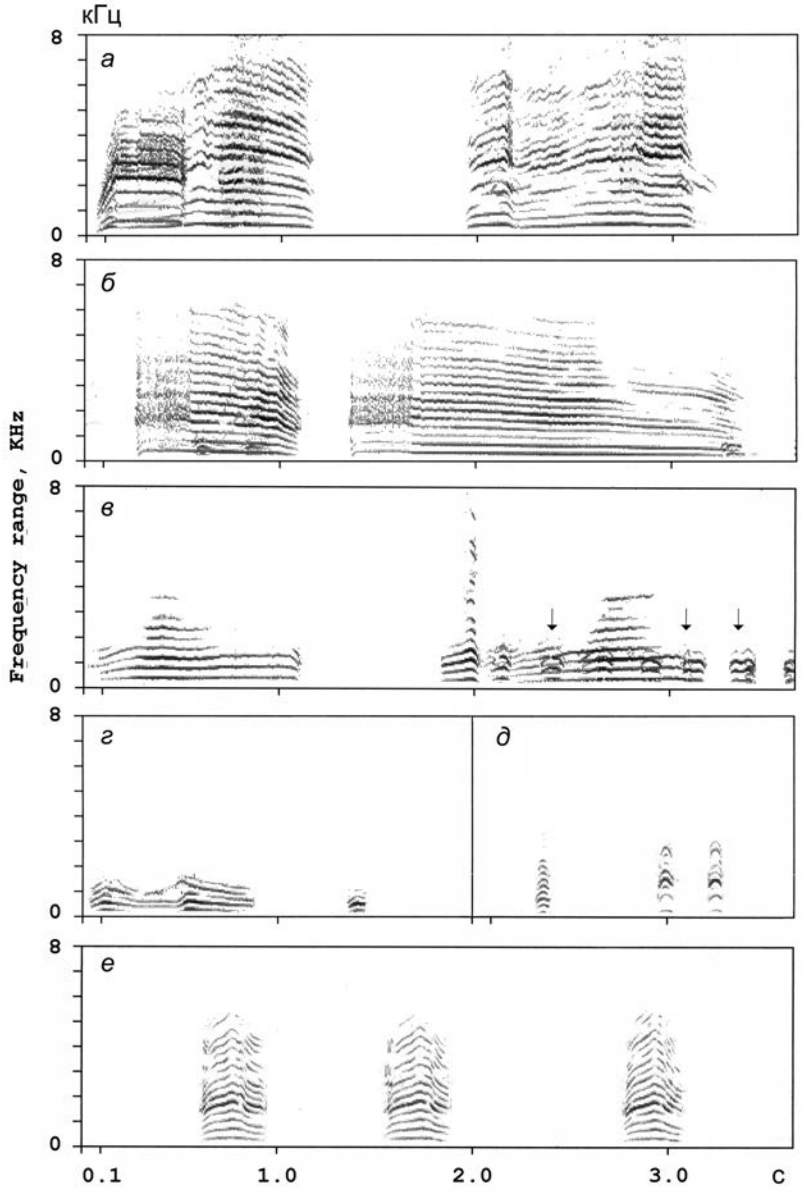


Рис. 5. Элементы вокального репертуара: *а – г* – разные варианты мяукающего крика (*г* – «басовое» исполнение); *д* – тревожные позывки; *е* – повседневные позывки; *в* – одновременно с мяукающим криком одной особи другая воспроизводит ритмичное «квохтанье».

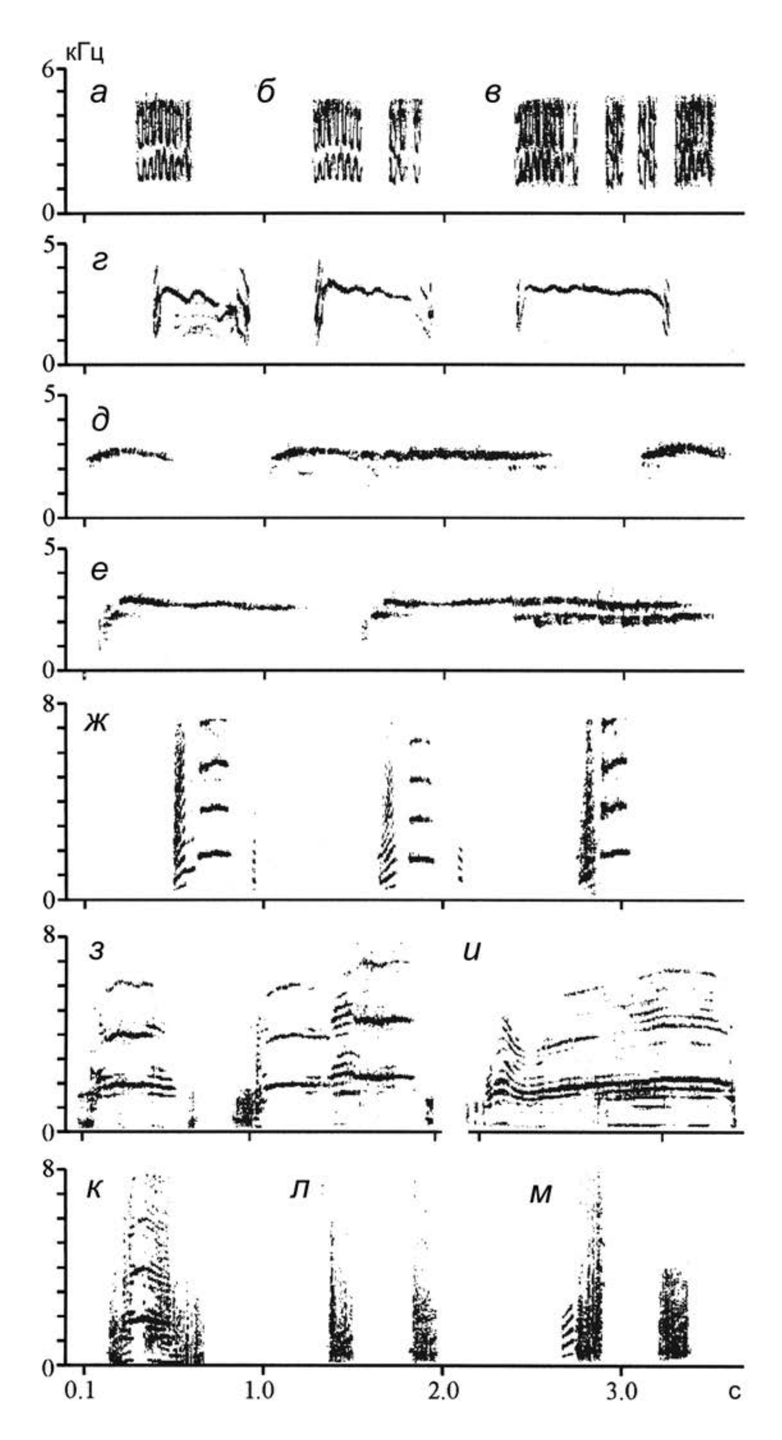


Рис. 6. Ювенильная вокализация черноголового хохотуна: *а – в, г* – позывки пухового птенца; *д – ж* – вокализация птиц-первогодков *(ж* – сигнал выпрашивания); *з, и, л, м* – вокальные компоненты агонистического поведения двухлетней особи; *к* – сигнал выпрашивания той же птицы, приобретающий дефинитивную форму. Объяснения в тексте.

Все анализируемые дефинитивные сигналы имеют гармоническую природу с узким, относительно мало варьирующим межгармоническим интервалом порядка 0.30–0.45 кГц. Диапазон используемых частот лежит обычно в области от 0.3 до 6 кГц, основная зона концентрации энергии приурочена к низкочастотной части спектра (1.5–3.0 кГц). В сигналах с выраженной амплитудной и частотной модуляцией может быть несколько таких зон, либо происходит переброс энергии с одного частотного уровня на другой по ходу сигнала (см. рис. 4, 5). Сказанное нуждается в некоторых дополнительных комментариях.

Вокализация «долгий крик». Последовательность из 4–7 посылок, длительность которых сильно варьирует, как и длина пауз между посылками. Обычно присутствуют 2–3 короткие начальные посылки длительностью 0,1–0,4 с (в среднем 0.12 с, $n = 11$), две более продолжительные (в среднем, соответственно 1.3 и 0.7 с, $n = 9$) и от одной до четырех коротких концевых (в среднем 2.1 посылки длительностью 0.3 с, $n = 9$). Общая длительность сигнала варьирует от 2.3 до 3.7 с, составляя в среднем 3.2 с ($n = 9$). Наиболее короткие секвенции (рис. 4, нижняя позиция) представляют собой вариант, переходный между долгим и мяукающим криком.

Мяукающий крик. Сигнал, весьма сходный по структуре с наиболее длинной посылкой в последовательности «долгий крик». Нередко воспроизводится короткими сериями, состоящими из двух или более посылок с паузами между ними, сопоставимыми с длиной самих посылок (0.3–0.8 с). Часто начальный фрагмент посылки представлен шумовым звуком, в котором гармоническая структура выражена не столь четко, как в остальной части сигнала. В некоторых случаях область заполнения ограничена наиболее низкочастотными зонами спектра, максимально до 1.5 кГц (рис. 5*г*).

Сигнал тревоги. Отдельные посылки длительностью порядка 0.1 с не объединены в плотные пачки, а следуют сериями по 2–3 с паузами, заметно превышающими длительность самой посылки (рис. 5*в*). В этом отношении вокализация черноголового хохотуна в ситуациях тревоги резко отличается от того, что мы видим у большинства других видов чаек, у которых в тревожном сигнале «стаккато» звуковые посылки собраны в плотные пачки и следуют друг за другом почти без пауз.

Мы не располагаем фонограммами звуковых сигналов при копуляции и теми, что сопровождают вскидывание головы у взрослых самок при выпрашивании ими корма у партнера. Первый сигнал звучит как глухой ритмичный крик, второй – как очень короткое «ау» (см. также рис. 6*к*).

Вокализация птенцов и ее преобразования в онтогенезе. Как следует из рис. 6, первичный ювенильный сигнал с резко выраженной амплитудной модуляцией (позиции *а*–*в*) в первый год жизни уступает место тоновым сигналам типа свиста либо трели (позиции *г*–*е*). Сигнал выпрашивания корма, сопровождающий вскидывание головы, у первогодков характеризуется широкими межгармоническими интервалами (1.8–2.6 кГц) в основной части сигнала (позиция *ж*). На второй год жизни на базе этого типа звуков, за счет их удлинения и появления дополнительных гармоник формируются сигналы, используемые в агонистических взаимодействиях (позиции *з*, *и*). Некоторые из них уже мало чем отличаются от дефинитивного «мяукающего крика» (сравни рис. 5*а* и 6*и*). Параллельно с этим происходит приобретение сигналом выпрашивания его дефинитивной структуры. В лексиконе появляется также сигнал, гомологичный, вероятно, «кашлянию» у других видов чаек (рис. 6*л*, *6м*).

Использование сигнальных средств в коммуникативном процессе

Стадия формирования пар

Поскольку черноголовые хохотуны нередко держатся по двое в весенних клубах, еще до занятия гнездовых поселений, можно предположить, что процесс формирова-

ния пар начинается в конце периода зимовок. Ранней весной 1980 г. (22.III–6.IV) в заливе Кара-Богаз-Гол мы наблюдали компактные группировки численностью в 10–20 особей и рыхлые конгломераты, объединяющие до 150 чаек. Птицы периодически перемещались группами либо парами между отмелями на побережье и центром острова, где в прошлом году располагалось гнездовое поселение. На участке прошлогодней колонии хохотуны появлялись группами лишь эпизодически и впоследствии не загнездились здесь. Немногочисленных одиночных хохотунов можно было видеть также в клубах хохотуний *Larus cachinnans* (2.IV).

Птицы, пребывающие в составе компактной агрегации, часто подолгу удерживают прямую позу. Постоянно воспроизводимые долгие крики сливаются временами в сплошной хоровой рев, который по вечерам бывает слышен даже в полных сумерках. Между членами агрегации часто возникают мимолетные конфликты, следующие друг за другом сериями по типу цепной реакции. Нападающая особь занимает место третируемой, та перемещается, не покидая группу, и тем самым провоцирует очередную стычку. Попытки агрессии отмечаются иногда и у обособленно сидящих птиц, производящих впечатление семейной пары. Другой тип взаимодействия в клубах – это копуляции. Утром 6 апреля за один час (7.10–8.10) в клубе отмечено не менее 15 копуляций. Спаривания можно было наблюдать и у тех немногих пар, которые по крайней мере часть времени держались изолированно, в стороне от плотных скоплений.

В этот период мы не наблюдали длительных взаимодействий, которые можно было бы расценивать в качестве церемонии формирования пары и выбора места для гнезда. Приводимое ниже описание процесса базируется на наблюдениях за индивидуально опознаваемыми самцом и самкой в функционирующей колонии на стадии насиживания (юго-восточный Каспий, о-в Огурчинский, 26.IV 1984 г.). На протяжении 2 *ч* 20 *мин* отмечено 7 последовательных взаимодействий между этими особями, разделенных интервалами порядка 10–15 *мин*. Эти взаимодействия варьировали в деталях от случая к случаю, хотя и были организованы в соответствии с некой общей схемой (рис. 3 *1–5*). Все они начинались по инициативе самки. Первое взаимодействие: самка в момент прилета самца в колонию направляется к нему, издавая долгий крик. Самка дважды подходит вплотную к самцу, после чего обе птицы стоят параллельно друг другу в одинаковых прямых позах. В одном подобном случае самец демонстрирует нечто среднее между позами долгого и мяукающего крика, в другом пытается клюнуть самку в голову. Она отлетает в сторону, но тут же возвращается назад, издав долгий крик и начав вскидывать голову. Обе птицы вновь стоят, а затем идут параллельно в прямых позах. Обе воспроизводят долгий крик, а самец – еще и мяукающий крик. Самка отворачивает голову, обращая к самцу белый затылок, и несколько раз вскидывает голову, на что самец отвечает ударом клюва.

В ходе последующих взаимодействий, вслед за описанными демонстрациями, самка в прямой позе несколько раз обходит вокруг самца, время от времени вскидывая голову. Обходя партнера спереди, она толкает его боком в грудь. Самец пригибается грудью к земле, вытягивает шею и почти касается клювом песка (подобие позы мяукающего крика); самка, находящаяся перед ним, повторяет его движение, так что клювы обеих птиц касаются земли в одной точке. Эти движения синхронного касания клювом места будущего гнезда чайки проделывают либо в положении «лицом к лицу», либо при параллельной ориентации птиц. В ходе одного взаимодействия эта церемония может повторяться несколько раз. Сразу вслед за ней птицы принимают прямые позы, а по окончании взаимодействия – повседневные. Спустя 3.5 *ч* после первого зарегистрированного взаимодействия самец дважды пытался сделать садку, но самка оба раза избегала контакта, отлетая на небольшое расстояние. В течение всего этого времени оба партнера оставались в колонии во взаимной видимости.

Таблица 1. Частота использования разных форм сигнального поведения во взаимодействиях, направленных на формирование брачных пар

Форма поведения	Взаимодействие I[1]		Взаимодействие 2[2]	
	самец	самка	самец	самка
Прямая поза	Постоянн	Постоянно	6	7
Сгорбленная поза	1	-	1	4
Долгий крик	6	14	26	30
Мяукающий крик	32	15	1	-
Среднее между «3» и «4»	4	-	8	5
Агрессия в отношении партнера[3]	4+ (2)	1	11	-
Отворачивание головы от	2	-	-	-
Самка обходит самца	15		11	
Вскидывание головы (серии)	2	21	-	14
Взгляд вниз	5	4	1	-
Прикосновение клювом к земле[4]	16	2	(3)	2+ (2)
Синхронные прикосновения к	13		-	
Взятие строительного материала	2	-	-	-
Чистки оперения	3	3	2	9
Лежание на земле	-	-	5	1
Повседневные позывки (серии)	2	5	5	5

[1] 26 апреля 1984 г., 11.15–13.40 (около 50 мин чистого времени наблюдений). С вмешательством еще одной (холостой?) самки. Возможно, продвинутая фаза формирования пары.

[2] 19 мая 1983 г., 17.00–17.55 (55 мин. чистого времени наблюдений). В присутствии еще одного (холостого?) самца. Возможно, начальная фаза формирования пары.

В скобках – нападения на третью птицу.

В скобках – незаконченные движения. Прочерк обозначает отсутствие данной формы поведения.

Другой предполагаемый случай формирования пары мы наблюдали в колонии, где у большинства пар уже были птенцы (о-в Огурчинский, 19.V 1983 г.). Схема взаимодействий между самцом и самкой не отличалась существенным образом от описанной. Основное различие состояло в том, что на этот раз самка во время обходов ею самца на начальных этапах взаимодействия пребывала не в прямой, а в сгорбленной позе. Здесь же присутствовал еще один самец, с которым эта самка также пыталась взаимодействовать. Вероятно, это было причиной фрустрации участников взаимодействия, с которой мы связываем высокую частоту чисток оперения, перемежавшихся у всех трех птиц с описанными выше демонстрациями. Эти чистки, бесспорно, носили характер смещенной активности. Результатом фрустрации могло быть и стремление птиц ложиться на землю в самый разгар описываемых брачных игр.

Перечень элементов поведения, наблюдаемых во время формирования пар, и частота использования тех или иных форм поведения приведены в табл. 1.

Стадия формирования гнездовых поселений

При выборе места для колонии птицы, держащиеся по двое, не стремятся к изоляции от других таких же «пар». Напротив, они собираются в плотные группы численностью до 6–8 особей. Для птиц, находящихся в таких агрегациях, характерны прямые позы и парные взаимодействия синхронного касания клювом земли (рис. 3: *5а, 5б).* В момент такой церемонии к ее двум основным участникам то и дело пытается присоеди-

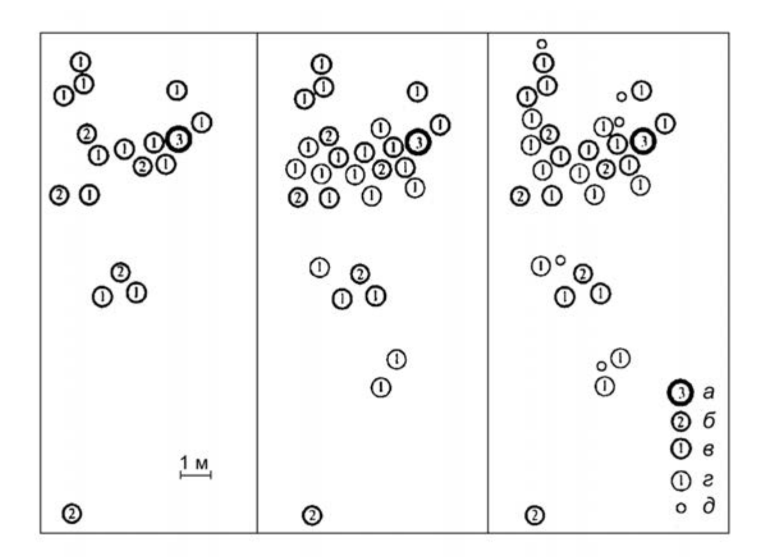


Рис. 7. Временной срез заселения местности парами черноголового хохотуна (Каспийское море, о. Огурчинский, состояние гнезд на 5 апреля 1987 г.): *а* – гнездо «пары-основателя» с тремя яйцами; *б, в* – гнезда с выстилкой, с двумя и с одним яйцом, соответственно; *г* – гнезда с одним яйцом без выстилки; *д* – гнездовые ямки без выстилки и без яиц.

ниться третья чайка или большее число особей. Это ведет к возникновению постоянных конфликтов, имеющих непредсказуемый и хаотический характер (7.IV 1987 г., о-в Малый Огурчинский).

Упомянутая демонстрация направлена, по всей видимости, на выбор места для гнезда. Квазиколлективный ее характер приводит к тому, что первые гнезда в колонии обычно располагаются очень плотными кластерами, а более поздние гнезда основываются по периферии таких кластеров и в лакунах между ними (рис. 7; см. также Панов, Зыкова. 1987: 890, рис. 2).

Высокая синхронизация откладки яиц обусловлена, вероятно, в значительной степени тем, что копуляция членов одной пары стимулирует такое же поведение у других пар, так что эти взаимодействия в колонии следуют сериями: члены двух-трех или более пар начинают вдруг спариваться почти синхронно. Некоторые самцы копулируют с птицами, сидящими на гнездах. Копуляция очень длительна, время от времени она сопровождается энергичными взмахами крыльев самца и глухим ритмичным криком. При копуляции самка вскидывает голову. На этой стадии в колонии постоянно можно наблюдать взаимные угрозы и короткие конфликты (около 30 эпизодов в поселении из 25 гнезд 6.IV 1979 г. с 15.00 до 17.00).

Чайки в парах, приступающих к гнездованию первыми, активно строят гнезда, принося водоросли с берега и воруя строительный материал у соседей. Самки, у которых половые продукты созревают немного позже, откладывают яйца в ямки, лишенные выстилки, после чего пара постепенно достраивает «гнездо». Такая «подгонка» сроков отладки яиц ко времени ее начала у пар-пионеров способствует синхронизации гнездования в плотном кластере гнезд. В гнездостроении участвуют оба партнера. Строительный материал, собираемый вдали от поселения, чайки транспортируют в полете. В момент прилета в колонию птица передает принесенные водоросли сидящему на гнезде партнеру либо бросает несколько поодаль. Этот «потерянный» материал используют для гнездостроения другие пары чаек.

Стадии насиживания и вылупления птенцов

В гнездовых группировках, размножающихся высокой синхронностью, с началом насиживая обстановка заметно стабилизируется. Помимо птиц, плотно сидящих на гнездах, в колонии обычно присутствует сравнительно небольшое число особей, свободных от насиживания (не более 10–20% от числа насиживающих), которые составляют контингент потенциальных нарушителей спокойствия. Открытые конфликты обычно вспыхивают лишь в момент прилета чаек, готовых сменить насиживающего партнера, и прохода их через колонию. Эти события происходят на стадии насиживания сравнительно редко (в среднем 3.0–3.7 прилетов за 10 мин в крупной колонии № 5, 1.3–1.9 в небольших колониях № 7.2 и 7.3; табл. 2), поскольку птенцов еще нет и отсутствует необходимость в доставке им корма. При проходе чайки между чужими гнездами сидящие на них птицы угрожают идущей, делая в ее строну выпады открытым клювом, а со стороны свободных от насиживания птиц могут последовать нападения, приводящие иногда к кратковременными дракам (рис. 1*к*). Эти вспышки агрессивности со-

Таблица 2. Частота агрессий и долгих криков в колониях черноголового хохотуна разной величины и плотности (Кара-Богаз-Гол, 1979 г.)

№[1] и характер колонии	Кол-во гнезд	Среднее минимальное расстояние между гнездами, м	Стадия гнездового цикла	Конфликт открытый[2] ($m \pm SD$ и пределы вариаций)	Долгий крик ($m \pm SD$ и пределы вариаций)
№ 5 «плотная»	102	0.44	Насиживание ($n = 19$)[3]	3.4 ± 2.0 (0-9)	6.8 ± 4.4 (0-15)
			Начало вылупления ($n = 12$)	2.0 ±1.3 (0-4)	13.0 ± 6.9** (3-22)
			Массовое вылупление ($n = 18$)	1.9 ±2.1 (0-6)	27.9 ± 13.6* (9-55)
№ 1В «плотная»	63	0.45	Насиживание ($n = 12$)	2.4 ± 1.9 (0-6)	8.3 ± 4.1(3-17)
			Начало вылупления ($n = 6$)	5.0 ± 5.0 (0-13)	3.7 ± 1.8 (2-7)
			Массовое вылупление ($n = 6$)	9.7 ± 2.5 (5-12)	38.5 ± 11.3 (21-51)
№ 7.2 «плотная»	26	0.49	Насиживание ($n = 34$)	0.5 ± 0.7 (0-3)	4.7 ± 3.7 (0-14)
			Начало вылупления*** (n =12)	2.5 ± 2.5 (0-8)	15.7 ± 11.6*** (2-39)
			Массовое вылупление ($n = 9$)	_4	3.1 ±3.3*** (0-7)
№ 7.3 «разреженная»	31	0.61-1.46 (в разных субколониях)	Насиживание ($n = 27$)	0.3 ± 0.5 (0-2)	0.8 ±1.0 (0-3)
			Начало вылупления ($n = 6$)	0.5 ± 0.8 (0-2)	1.2 ±1.9 (0-5)
			Массовое вылупление ($n = 9$)	0.7 ± 2.0 (0-6)	0.9 ±1.6 (0-5)

[1] Подробнее см. Панов, Зыкова, 1982.

[2] Нападения птиц, свободных от насиживания, на других членов колонии.

[3] Число наблюдений длительностью 10 мин каждое.

В связи с уходом выводков из колонии по мере взросления птенцов численность взрослых птиц и динамическая плотное резко снижаются.

*p<0.5, **p<0.1,***p< 0.001 (Манн Уитни U-тест).

провождаются обычно воспроизведением долгого крика несколькими особями, как принимающими, так и не принимающими участия в конфликте.

Поведение при смене партнеров на гнезде варьирует от случая к случаю. Наиболее типичный вариант сводится к следующему: прилетевший партнер подходит к гнезду в прямой позе – обе птицы издают долгий крик – самец принимает позу мяукающего крика – самка начинает вскидывать голову. За этим может последовать отрыгивание корма прилетевшим партнером. Если самка выпрашивает корм, вскидывая голову и расхаживая вокруг самца в сгорбленной позе, в момент отрыгивания корма она подчас пытается взять его прямо из глотки самца.

Частота воспроизведения долгих криков в колонии может служить показателем уровня социальной напряженности в группировке и интенсивности коммуникативного процесса, в который, в условиях высокой динамической плотности так или иначе вовлечены, по существу, все члены данного сектора колонии. Эта мысль подтверждается подсчетом долгих криков на разных стадиях гнездового цикла в колониях с разными структурными характеристиками (табл. 2, по данным 28 *ч* наблюдений). Хотя далеко не все различия статистически достоверны, общие тенденции совершенно очевидны. Суть их в том, что в плотных колониях частота долгих криков явно нарастает от стадии насиживания к стадии вылупления птенцов, в то время как в разреженных гнездовых группировках она не претерпевает видимых изменений во времени. Увеличение частоты долгих криков в плотных колониях связно с учащением прилетов в колонию чаек, доставляющих корм птенцам (например, 4.3 прилета за 10 *мин* в колонии № 7.2 против 1.9 на стадии насиживания), и с усилением агрессивности родителей, которые вынуждены оберегать целостность своего выводка, защищая его от взрослых птиц из соседних пар и препятствуя присоединению чужих птенцов к семейной группе.

Стадия пребывания выводков в колонии

Эта стадия характеризуется высокой частотой взаимодействий, нередко с участием нескольких особей. В целом, социальная обстановка в плотных колониях характеризуется в этот период нестабильностью и высоким уровнем деструктивности. Последняя находит выражение в высокой частоте взаимных угроз раскрытым клювом (до 25 эпизодов подобных «огрызаний» за 10 *мин*, в среднем 11.4 в колонии № 5), а также нападений на птенцов – чужих, а иногда и на своих собственных (о феноменологии и количественных оценках частоты этого явления см. в работах: Панов и др., 1980; Костина, Панов, 1982). В разреженных колониях аналогичные ситуации роста социальной напряженности и дезорганизации наблюдаются лишь локально, например в тех секторах, где временно оказываются пришлые хохотуны, ведущие птенцов в ясли.

Поведение в ситуациях инфантицида скалывается из тех же элементов, которые входят в репертуар стандартного агонистического поведения (прямая поза с приподнятым оперением головы и спины, выпады широко раскрытым клювом). Поза чайки, нападающей на птенца, может свидетельствовать о весьма высоком уровне ее агрессивной мотивации. Проявления агрессивности зачастую тесно переплетены с акциями из ансамблей полового, гнездостроительного и родительского поведения. Из 40 детально документированных атак на птенцов в 7 случаях они были скоррелированы с долгим криком, воспроизводимым непосредственно до или после акта агрессии (4% от 174 ситуаций, для которых установлен контекст использования долгого крика).

Помимо спонтанных атак на чужих птенцов часто наблюдали систематическое избиение птенца одним или обоими членами пары, выполняющими в данное время роль его «родителей». Птенец может быть пришлым, первоначально принятым парой, либо ее собственным. Хотя в подобных ситуациях взрослые птицы обогревают птенца и време-

нами кормят его наравне с другими членами выводка, в определенные моменты родительское поведение по отношению к нему причудливым образом перемежается с агрессивным. Типичная последовательность действий агрессора в этих ситуациях такова: пристальный взгляд вниз – зачаточное движение клевания – прикосновения к голове птенца закрытым клювом (все это аналоги движений в церемонии выбора места для гнезда) – хватание птенца раскрытым клювом за голову – встряхивание его и подбрасывание кверху (как в описанных выше случаях открытой спонтанной агрессии). Иногда клевком в голову птенца неожиданно завершается движение взрослой птицы, предшествующее в норме кормлению птенцов. По поводу «мозаицизма» родительского и агрессивного поведения хохотунов по отношению к собственным птенцам см. Костина, Панов, 1982 (с. 1535 и рис. 4). Агрессивность хохотунов к молодняку причудливо сочетается с отдельными актами «альтруизма», когда чайка пытается защитить от нападений чужих птенцов, бросаясь издалека на агрессора и оставляя в этот момент без присмотра свой собственный выводок. Нередко на этой почве возникают хаотические конфликты с участием 4–5 взрослых особей, следующие друг за другом по типу цепной реакции.

Стадия яслей

На этой стадии частота агонистических контактов еще более возрастает (см. Костина, Панов, 1982). Если на предыдущей стадии число конфликтов между взрослыми особями даже в самых плотных колониях оставалось в пределах 1.9–9.7 за 10 *мин* (табл. 2), то в яслях мы регистрировали по несколько десятков агрессий за соответствующий временной интервал. Например, в группировке, включавшей в себя 7 птенцов и варьирующий контингент взрослых птиц (13–26 особей), частота конфронтаций между последними варьировала на протяжении часа в пределах от 18 до 69 за 10 *мин* (в среднем 37.6 ± 15.6, $n = 9$). Что касается нападений взрослых птиц на птенцов, то они распределялись во времени еще более неравномерно. В четырех интервалах по 10 *мин* такие нападения вообще отсутствовали, в других пяти их число варьировало от 2 до 29 (при среднем значении за весь период наблюдений 6.3 ± 10.0). Продолжительная вспышка агрессивности по отношению к птенцам (55 нападений на них за 40 *мин*) совпала во времени с максимумом числа взрослых птиц в группировке и с повышением частоты конфронтации между ними (197 эпизодов за тот же период).

Столь высокий уровень агрессивных контактов объясняется общей обстановкой непредсказуемости в яслях. При малейшем ослаблении контроля со стороны взрослых за перемещениями опекаемых ими птенцов последние склонны объединяться во временные компактные группы с птенцами из других выводков. При попытке взрослой чайки восстановить контроль над своим выводком, отделив его от смешанной птенцовой группы, возникает конфронтация с птицами, контролирующими других птенцов той же группы и препятствующих приближению к ним посторонних взрослых особей. Такой конфликт часто ведет к переадресованной агрессии, направленной на птенцов – как чужих, так и своих собственных. К тем же результатам приводит конкуренция взрослых чаек из-за птенцов. Особи, утратившие кладки либо птенцов, пытаются отбить птенцов у истинных или приемных родителей (о механизмах подобного поведения у чаек см. Панов, Зыкова, 1981).

Прямыми наблюдениями и данными индивидуального мечения птенцов достоверно показано присутствие в яслях черноголового хохотуна смешанных выводков, включающих порой до 4 птенцов, и временных «псевдосемей» (взрослые, опекающие не родственных им птенцов). Сам факт диссоциации семейных ячеек, постепенно утрачивающих устойчивость и определенность своего состава к моменту формирования яслей и в период их существования, оказывается весьма значимым фактором дезорганизации. Колония как конгломерат семей, каждая из которых сохраняла целостность и

относительную автономию за счет внутренних персональных связей, перерастает на стадии яслей в аморфную группировку преимущественно анонимного состава, включающую в себя непрерывно меняющийся контингент взрослых чаек и множество птенцов, постепенно приобретающих независимость от своих опекунов.

Репертуар сигнальных средств, обслуживающих ансамбли родительского и агонистического поведения, не изменяется сколько-нибудь существенно по сравнению с предшествующей стадией пребывания выводков в колонии. Взрослые птицы, пребывающие в яслях, часто удерживают прямую позу и воспроизводят долгие крики. В этот период впервые можно наблюдать конфликты между птенцами одного «выводка» во время их кормления взрослыми чайками.

Некоторые аспекты онтогенеза сигнального поведения

Сопоставление вокализации птенцов с акустическими сигналами неполовозрелых особей в возрасте 4 и 16 мес. показывает, что первым дефинитивным сигнальным комплексом, широко используемым в социальных взаимодействиях, у черноголовых хохотунов оказывается поведение, связанное с выпрашиванием корма. У первогодков акустическая компонента этого комплекса временами воспроизводится в виде серии из нескольких свистовых сигналов разной длительности, заканчивающейся звонкой трелью (рис. 6*д*, *е*).

У чайки в возрасте 1.4 года, наряду с простейшим, исходным вариантом сигнала выпрашивания (рис. 6*ж*), зарегистрированы другие звуки, принципиально сходные с ним по внутренней структуре (см. выше и рис. 6*з–м*). Они воспроизводились в ситуации, когда птица входила в состояние фрустрации, пытаясь нападать на подносимый вплотную к ней незнакомый предмет (магнитофон, обутая в сапог нога наблюдателя).

Своеобразие моторики поведения неполовозрелого хохотуна в подобных ситуациях фрустрации, состояло в том, что здесь в единой последовательности присутствовали элементы большинства демонстраций из сигнального репертуара взрослых особей (выпрашивание корма, кашляние, отворачивание головы, долгий и мяукающий крик). Реакция на движения ноги наблюдателя складывалась из следующих действий (рис. 8): птица шагом приближается к раздражителю, слегка отогнув голову в сторону от него – ложится вплотную к ступне наблюдателя на грудь, приподняв оперение спины, надхвостья и второстепенные маховые – дергает головой вверх-вниз (движение «кашляния») – опускает клюв вертикально вниз, почти касаясь им земли (акустический сигнал «квох-квох», возможно гомологичный «кашлянию» у других видов чаек – рис. 6*л*, *м*) – рывками отводит голову с опущенным

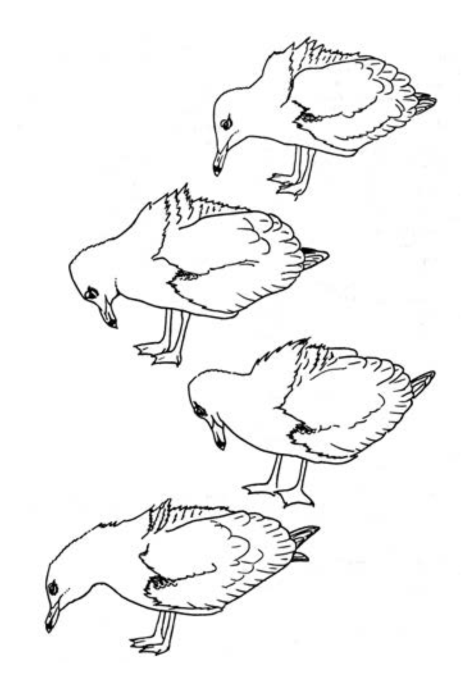


Рис. 8. Поведение двухлетней особи черноголового хохотуна в состоянии фрустрации. Обычно эта последовательность действий производится в положении лежа. См. текст.

клювом вбок и назад, в сторону от раздражителя, фиксируя клюв возле груди – ближе к основанию крыла, сгиб которого отставлен в сторону (элемент из комплекса «долгий крик») – вскидывает голову (акустический сигнал выпрашивания) – вытягивает шею с опущенной головой вперед (моторика мяукающего крика) – вскакивает, бросается с развернутым хвостом вперед и кусает носок сапога (акустический сигнал типа неполностью сформированного «мяукающего крика» – рис. 6*з,и*).

Эти наблюдения подтверждают мысль, что у чаек стереотипы сигнального поведения проходят длительный период созревания (Groothuis, 1992). Кроме того, они показывают, что самые разные демонстрации могут иметь в своей основе некую единую неспецифическую активацию (см. Панов 1978: 27 и др.). Интересно также присутствие в ювенильном агрессивном поведении элементов, крайне редко наблюдаемых или вообще не описанных в поведении взрослых птиц. Мы имеем в виду такие действия как отворачивание головы от оппонента и не вполне сформированную демонстрацию «кашляние».

Обсуждение

В общей схеме сигнальное поведение черноголового хохотуна не отличается принципиальным образом от того, что мы видим у других чаек, достаточно хорошо изученных в этологическом плане. Сопоставление этограмм черноголового хохотуна, с одной стороны, и видов подрода *Larus* (включая «больших белоголовых» чаек), которые формируют «ядро» подсемейства Larinae, указывает на существование несомненного изоморфизма в строении коммуникативных систем сравниваемых таксонов. Это касается конфигурации большинства сигнальных поз, характера структурных связей между ними и функционального использования сигнальных средств в коммуникативном процессе. То же самое справедливо и в отношении вокальных составляющих сложных полимодальных конструкций (таких, например, как демонстрации «долгий крик» и «мяукающий крик»).

Согласно схеме, предложенной в работе Панова (1989: 323-325), степень сходства и различий между коммуникативными системами черноголового хохотуна и больших белоголовых чаек (в поведении которых присутствуют основные черты, свойственные подавляющему большинству прочих представителей подсемейства) отвечает в целом «Градации 3». Она предполагает частичное нарушение изоморфизма за счет выпадения в одной из сравниваемых систем небольшого числа компонентов, присутствующих в другой системе. В данном случае речь идет в первую очередь об отсутствии в дефинитивном сигнальном поведении черноголового хохотуна демонстрации «кашляние», которая описана у подавляющего большинства чаек, детально изученных этологами. Нет в сигнальном репертуаре черноголового хохотуна и реакции «отворачивания головы», которая в большей или меньшей степени выражена у ряда видов так называемых «капюшонных» чаек с темной, контрастной окраской головы.

Следует, однако, заметить, что акции, напоминающие классические варианты «кашляния» и «отворачивание головы» от оппонента, присутствовали в агонистическом поведении двухлетнего хохотуна, выращенного в условиях полувольного содержания.

Можно было бы указать на ряд других черт своеобразия в сигнальном поведении изученного вида. Моторика демонстрации «долгий крик» характеризуется отсутствием вытягивания шеи вперед и наклона туловища, что нехарактерно для большинства чаек, но присуще соответствующим акциям у крачек и поморников. У черноголового хохотуна практически во всех демонстрациях агонистического комплекса оперение спины приподнято, тогда как запястные сгибы крыльев не отведены от туловища. По мнению Тинбергена (1974: 58), у серебристой чайки *Larus argentatus* последний компонент указывает на высокий уровень агрессивных мотиваций. Это предположение едва ли при-

менимо к черноголовому хохотуну, поскольку у этого вида даже в наиболее напряженных конфликтных ситуациях соперники удерживают крылья прижатыми к телу, так что их сгибы скрыты под грудным контурным оперением. В качестве характерной особенности вокализации черноголового хохотуна стоит отметить весьма высокую изменчивость структуры долгого крика. Можно предполагать, что это является следствием длительного созревания данной реакции в постнатальном онтогенезе, так что индивидуально приобретенные компоненты существенно модифицируют видоспецифическую наследственную матрицу.

Существенно, однако, что ни одна из тех особенностей, которые определяют уникальность сигнального поведения черноголового хохотуна, не свойственна прочим видам, традиционно относимым к так называемой «группе примитивных капюшонных чаек». Сказанное справедливо по меньшей мере в отношении таких видов как смеющаяся, белоглазая и черноголовая чайки (*Larus atricilla, L. leucophthalmus, L. melanocephalus*), этология которых изучена в большей или меньшей степени (см. Beer, 1975; Cramp, Simmons, 1983; Бузун, Мераускас, 1987). К этому следует добавить, что в работе Мойнайна (Moynihan, 1959) не приведено ни единого аргумента в пользу декларируемого сходства названных видов по этологическим признакам. Создается впечатление, что процедура их объединения, с включением в группу черноголового хохотуна, была осуществлена на основе чисто внешнего сходства всех названных видов по окраске оперения. Учитывая ненадежность окрасочных признаков дефинитивного наряда в качестве показателя филогенетической близости у птиц (Панов, 1999), неудивительно, что «группа примитивных капюшонных чаек» оказалась совершенно искусственной категорией[2].

От всех названных видов, как и от трех других, включенных Мойнайном в «группу примитивных капюшонных чаек», черноголовый хохотун отличается монотонной светлой окраской пуховых птенцов. Нечто похожее мы находим только у белой чайки (род *Pagophila*), у моевок (род *Rissa*) и у реликтовой чайки *Lams relictus*. Разумеется, только последний вид можно рассматривать в качестве реального претендента на филогенетическую близость с черноголовым хохотуном, с которым у реликтовой чайки много общего также в окраске и в биологии гнездования (Зубакин, 1979). На их родство может указывать также характер географического распространения. Вместе с тем, сопоставление этограмм реликтовой чайки и черноголового хохотуна указывает на значительный уровень дивергенции этих видов. На основе имеющихся в настоящее время предварительных данных (Зубакин, 1979), создается впечатление, что по сумме этологических признаков реликтовая чайка более соответствует некоему обобщенному образу «типичной чайки», нежели черноголовый хохотун.

Все сказанное заставляет нас принять точку зрения, согласно которой черноголовый хохотун заслуживает выделения в монотипический род *Ichthyaetus* в пределах подсемейства Larinae. Не исключено, что в дальнейшем, когда мы будем располагать более полными сведениями о сигнальном поведении реликтовой чайки, появятся достаточно веские основания для того, чтобы и этот вид оказался включенным в состав названного рода.

---

[2] Этому утверждению противоречат данные недавних молекулярных исследований с использованием в качестве маркеров митохондриальной ДНК (Pons et al., 2005) и ядерного интрона в комбинации с AFLP (Liebers-Helbig et al., 2010). В обеих работах виды, включенные Мойнайном в «группу примитивных капюшонных чаек» признаны принадлежащими единому кластеру (род *Ichthyaetus* по Liebers-Helbig et al., 2010), за исключение *L. atricilla*. Существенные разногласия между двумя этими исследованиями касаются положений видов внутри кластера. В частности, по данным первого из них, базальное положение занимает *L. melanocephalus*, согласно второму, это место принадлежит *L. ichthyaetus*. И хотя авторы обеих работ пишут, что их выводы согласуются с данными по биологии и поведению, это никак не аргументировано и очевидным образом противоречит сказанному в настоящей статье.

Литература

Бузун В.А., Мераускас П. 1987. Поведение черноголовой чайки (*Larus melanocephalus* Temm.) в период формирования колоний и на ранних стадиях гнездования. Бюл. Моск. о-ва испытат. Природы 92(3): 27-36.

Зубакин В.А. 1979. Демонстрационное и гнездовое поведение реликтовой чайки (*Larus relictus* Lonnb.) на озере Бурун-Торей. Бюл. Моск. о-ва испытат. Природы 84(2): 15-20.

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1988. Асинхронность вылупления как основная причина дифференцированной ювенильной смертности у черноголового хохотуна (*Larus ichthyaetus*). Зоол. журн. 67(12): 1865-1877.

Ильичев В.Д., Зубакин В.А. (ред.) 1988. Птицы СССР. Чайковые. 415 с.

Костина Г.Н., Панов Е.Н. 1982. Смертность пуховиков и характер персональных связей между птенцами и родителями у черноголового хохотуна *Lams ichthyaetus*. Зоол. журн. 61(10): 1531-1542.

Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с.

Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.

Панов Е.Н. 1999. Каменки Палеарктики. Экология, поведение, эволюция. М.: КМК Sci. Press. 342 с.

Панов Е.Н., Грабовский В.И., Зыкова Л.Ю. 1991. Биология гнездования, поведение и таксономия хохотуньи *Larus cachinnans*. 2. Сигнальное поведение и коммуникация в период гнездования. Зоол. журн. 70(1): 76-90.

Панов Е.Н., Грабовский В.И., Зыкова Л.Ю. 1991*а*. Биология гнездования, поведение и таксономия хохотуньи *Larus cachinnans*. 3. Видоспецифичность коммуникативных сигналов. Зоол. журн. 70(3): 73-89.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1981. Поведение хохотуньи (*Larus argentatus cachinnans*) на поздних стадиях репродуктивного цикла. Зоол. журн. 60(11): 1658-1669.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1982. Социально обусловленная смертность и каннибализм в колониях черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus*. 2. Динамика и размах ювенильной смертности в колониях с различной пространственной структурой. Зоол. журн. 61(9): 1396-1411.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1987. Влияние экологических и социальных факторов на репродуктивный успех у черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus*. Зоол. журн. 66(6): 883-894.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Костина Г.Н., Андрусенко Н.Н. 1980. Социально обусловленная смертность в колониях черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus*. 1. Масштаб и причины ювенильной смертности. Зоол. журн. 59 (11): 1694- 1705.

Тинберген Н. 1974. Мир серебристой чайки. М.: Мир. 243 с.

Beer C.G. 1975. Multiple functions and gull displays Pp. 16-54 in Function and evolution in behaviour (Eds. Baerends G., Beer C, Manning A.). Oxford.

Cramp S., Simmons K.E.L. (eds.) 1982. The birds of the Western Palearctic 3. Oxford: Oxford Univ. Press. 913 p.

Dwight J. 1925. The gulls of the world. Bul. Amer. Mus. Nat. Hist. 25: 63-401.

Groothuis T. 1992. The influence of social experience on the development and fixation of the form of displays in the black-headed gull. Anim. Behav. 43(1): 1-14.

Liebers-Helbig D., V. Sternkopf, Helbig A.J., de Knijff P. 2010. The herring gull complex (*Larus argentatus – fuscus – cachinnans*) as a model group for recent Holarctic vertebrate radiations. Pp. 351-370 in Evolution in action (Glaubrecht M. ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
http://gull-research.org/papers/gullpapers1/2010-Herring%20Gulls-Springer%20Verlag.pdf

Moynihan M. 1959. A revision of the family Laridae. Amer. Mus. Novit. 1928. 42 p.

Pons J.-M., Hassanin A., Crochet R-A. 2005. Phylogenetic relationships within the Laridae (Charadriiformes: Aves) inferred from mitochondrial markers. Molecular Phylogenetics and Evolution 37: 686-699.

Rhijn J. van, Groothuis T. 1987. On the mechanism of mate selection in black-headed gulls. Behaviour 100(1): 134-169.

Wolters H.E. 1975. Die Vogelarten der Erde. Bd. 1. Hamburg. 80 S.

24. Сигнальное поведение тихоокеанской чайки *Larus schistisagus* и ее положение в группе больших белоголовых чаек[1]

Вопрос о таксономическое положении тихоокеанской чайки и характере ее родственных связей с другими представителями рода *Larus* дискутировали многие орнитологи. Одни авторы сближают тихоокеанскую чайку с морской чайкой *Larus marinus,* не исключая возможности их конспецифичности (Stegmann, 1934). Портенко (1953), первоначально считавший тихоокеанскую чайку самостоятельным видом, затем изменил свою точку зрения, придав ей статус подвида серебристой чайки *L. argentatus schistisagus* (Портенко, 1973). Юдин и Фирсова (1988) отрицают близость тихоокеанской чайки как к морской, так и к серебристой чайкам, сближая *L. schistisagus* с американскими видами *L. glaucescens, L. occidentalis* и *L. dominicanus.*

Из всех этих предположений наиболее аргументированной выглядит на первый взгляд точка зрения, подчеркивающая генеалогическую близость тихоокеанской и серебристой чаек, с той оговоркой, что до сих пор не вполне ясны границы самого вида *L. argentatus.* Если принять, что обитающая на северо-востоке Сибири форма *vegae* представляет собой подвид серебристой чайки, то мысль о генеалогической близости, *argentatus* s. lato к *L. schistisagus* находит серьезное подтверждение. Я имею в виду данные Кищинского (1980) о возможности регулярной гибридизации между формой *vegae* и *L. schistisagus* в узкой зоне их симпатрии в приморских районах Корякского нагорья.

Отсутствие в литературе каких-либо конкретных сведений о сигнальном поведении тихоокеанской чайки не позволило применить сравнительно-этологический анализ для суждений о ее таксономическом статусе и генеалогических связях. В предлагаемой статье на основе первоописания этологических характеристик тихоокеанской чайки будут обсуждены два вопроса:

1. Какова степень дивергенции поведения серебристой чайки (в широкой трактовке этого вида) и тихоокеанской чайки и соответствует ли обнаруженная степень их этологической дифференциации уровню межвидовых различий.

2. Укладываются ли полученные данные в предположение Кищинского (1980) о существовании регулярной гибридизации между формой *vegae* и *L. schistisagus* в зоне их вторичного контакта.

При обсуждении этих двух основных вопросов я буду вынужден коснуться и третьего: о поведенческом облике формы *vegae* и о том, насколько оправданно считать форму *vegae* подвидом серебристой чайки *L. argentatus.*

Данные по сигнальному поведению тихоокеанской чайки были получены в течении 19 *ч* наблюдений (20–23.VI 1991) в плотном участке гнездовой колонии на о-ве Шеликан в северной части Охотского моря (Тауйская губа, Амахтонский залив). Общая численность поселения тихоокеанских чаек на этом острове оценивается примерно в 2 тыс. пар (Зеленская, 1992). По данным того же автора, приводящего детальное описание ландшафта о-ва Шеликан и распределения на нем тихоокеанских чаек, плотность их гнездования в месте моих наблюдений составляет 2.5 гнезда на 100 $м^2$.

Наблюдения вели при помощи 12^x бинокля, фиксировались фотосъемкой с телеобъективом фокусного расстояния 135 и 500 мм, наговаривались на портативный магнитофон Sony TCM-121. С использованием того же магнитофона получены фонограммы всего репертуара акустических сигналов. Эти фонограммы визуализированы на анализаторе Digital Sona-Graph 7800 с использованием узких и широких фильтров.

[1] Зоол. журн. 1992 71(12): 99-116.

Данные по вокализации чаек формы *vegae* были получены с помощью того же магнитофона на свалках близ аэропорта г. Анадырь 14–15.VI 1991 г. Там же сделаны некоторые фрагментарные наблюдения за поведением этих чаек. Для контроля были использованы также записи голосов *vegae* из фонотеки Б.Н. Вепринцева (г. Пущино, ИБФ РАН), собранные им на Чукотке.

Материалы по моторике сигнального поведения (фотокадры) и по вокализации номинативной формы *L. a. argentatus* из восточной части ее ареала (Соловецкие о-ва Белого моря) любезно предоставлены мне В.И. Грабовским, которому я приношу искреннюю благодарность за эти сведения. Я признателен Л.Ю. Зыковой за возможность проанализировать фонограммы голосов морской чайки *L. marinus,* полученные на о-ве Харлов (Баренцево море), а также А.Я, Кондратьеву, Д.И. Берману (Институт биологических проблем Севера) и А.В. Ильичеву (Иркутский университет) за помощь в организации моей поездки на о-в Шеликан и в сборе полевых данных.

Местообитания, структура поселения и общие черты поведения тихоокеанской чайки в районе наблюдений

О-в Шеликан представляет собой вершину подводного хребта с хорошо выраженным гребнем. Максимальная отметка высоты 72 м, площадь острова 2.4 га. Крутые склоны одеты хорошо развитой травянистой растительностью и на значительном пространстве – также редколесьем, состоящим из каменной березы *Betula ermanii* и лиственницы *Larix cajanderi.* В верхней части острова к этим древесным породам присоединяется кедровый стланник *Pinus pumila,* ерник *Betula middendorffii* и рябина бузинолистная *Sorbus sambucifolia* (подробности см. Зеленская, 1992).

Участок, на котором проведены основные наблюдения, находился близ вершины острова, у верхнего обреза его юго-восточного склона. Тихоокеанские чайки гнездятся здесь на опушке редкостойного каменноберезника, среди выходов коренной породы, чередующихся с высокотравными зарослями злаков *(Calamagrostis langsdorfii, Leumus villosissimus).* Плотность гнездования близка к максимальной на острове, составляя в среднем 2.5 гнезда на 100 м^2 в разреженном каменноберезнике и до 5 гнезд на 100 м^2 на расположенных ниже облесенных травянистых склонах (Зеленская, 1992). По данным Зеленской (1992), среднее минимальное расстояние между гнездами составляет в этих местообитаниях соответственно 1.6 и 2.3 м. В период наблюдений большинство гнезд содержали кладки и лишь в некоторых были пуховые птенцы. Немногие пары еще только приступали к гнездованию.

Характерной особенностью тихоокеанских чаек в районе наблюдений является хорошо выраженная территориальность (в отличие, например, от хохотуньи *L. cachinnans* – см. Панов и др., 1991). Этому, вероятно, способствует резко структурированный, расчлененный характер субстрата, позволяющий тихоокеанским чайкам строго локализовать границы своих гнездовых территорий. Границы соседствующих территорий могут проходить по щелям, разделяющим каменистые участки субстрата, в неровностях которых чайки располагают свои гнезда, либо по резким разломам и перегибам крупных каменных глыб. Такие регламентированные участки границ служат постоянными местами взаимодействий между теми членами соседствующих пар, которые в данный момент свободны от насиживания кладок. При этом наблюдается весьма своеобразное взаимное патрулирование границ (см. ниже, «Организация социальных взаимодействий»). Строго регламентированная территориальность должна, как принято считать, снижать частоту открытых конфликтов в поселении, что мы и видим в данном случае. В наших протоколах зафиксировано всего лишь пять драк, и хотя эта цифра может быть несколько заниженной, нет сомнений в том, что открытый антагонизм не характерен

для чаек изученного поселения. Все драки включали минимальное количество участников (два, в одном случае – три), были мимолетными и ни разу не переросли в массовые, хаотические вспышки антагонизма по типу цепных реакций, описанные для других видов больших белоголовых чаек (Зыкова, Панов, 1983).

У пар, имеющих кладки, основной формой взаимодействий были смены насиживающих птиц на гнезде. У пар, запаздывающих с размножением, часто наблюдали совместное «кашляние» (choking). Эта демонстрация привлекательна и для других чаек, находящихся по соседству. При высокой плотности гнездования и малых размерах территорий даже строго регламентированные пограничные запреты не обеспечивают достаточно выраженного пространственного разобщения хозяев соседствующих гнездовых участков. Поэтому нередко можно видеть одновременно трех или четырех чаек, демонстрирующих церемонию кашляния неподалеку друг от друга. В таких ситуациях действия того или иного из участников подобного взаимодействия представляют собой явную смесь «брачных» демонстраций, адресованных своему половому партнеру, и агонистических акций из комплекса территориального поведения, вызванных присутствием в сфере видимости птиц-соседей (подробности см. ниже, «Организация социальных взаимодействий»).

Следует упомянуть еще две характерные особенности поведения тихоокеанских чаек. Это, во-первых, их большая доверчивость к человеку (позволяющая, не прибегая к помощи укрытия, наблюдать сохраняющих спокойствие птиц с расстояния 15–20 м) и их манера присаживаться на ветви деревьев – нередко даже на вершины господствующих над местностью высоких лиственниц. Чайки не только охотно сидят здесь подолгу (иногда три-четыре особи неподалеку друг от друга), но выполняют также некоторые действия из ансамблей сигнального поведения – чаще всего, демонстрацию «долгий крик» (см. фотографии на сайте panov-ethology.ru).

Репертуар коммуникативных сигналов тихоокеанской чайки в сопоставлении с данными по серебристой чайке *L. a. argentatus* и по форме *vegae*

В тексте этого раздела я искусственно отделяю друг от друга моторные (транслируемые по визуальному каналу связи) и вокальные (передаваемые по акустическому каналу) компоненты сигнализации, рассматривая их в разных рубриках. При этом я исхожу из того, что моторика сигнального поведения и вокализация, будучи теснейшим образом связанными друг с другом (особенно в составе полимодальных вокально-оптических конструкций типа демонстраций «долгий крик», «кашляние» и др.), с точки зрения наблюдателя представляют собой два относительно автономных, не изоморфных друг другу системных образования, каждое из которых подчиняется собственным организационным принципам. При описании сигнального репертуара тихоокеанской чайки наряду с теми конструкциями (моторными, акустическими либо полимодальными), которые выступают в качестве постоянных классификационных категорий в сравнительной этологии чаек, будут рассмотрены и другие, не находящие своего места в традиционных классификациях (подробнее об используемых здесь принципах описания поведения см. Панов и др., 1991).

Развернутый анализ тех или иных сигнальных средств приводится только для тихоокеанской чайки. Сравнительный материал по номинативному подвиду серебристой чайки и по форме *vegae* дан в виде кратких комментариев к описанию сигналов тихоокеанской чайки, а также в виде изображений на прилагаемых рисунках. К сожалению, я располагаю лишь весьма ограниченными данными по визуальной сигнализации формы *vegae,* так что раздел по моторике поведения посвящен по существу сопоставлениям данных по тихоокеанской чайке и по номинативному подвиду серебристой чайки.

Репертуар видоспецифических моторных координации и конфигурация соответствующих им сигнальных поз (трансляция по оптическому каналу связи)

Придерживаясь традиционной схемы выделения из потока поведения наиболее стереотипных его элементов, мы рассмотрим здесь такие конструкции, как демонстрации долгого крика, мяукающего крика, кашляния и вскидывания головы, а затем вкратце коснемся нескольких других координаций, в целом не характерных для тихоокеанской чайки (прямая поза, поза «лебединой шеи», горизонтальная поза).

Долгий крик. Не меняя положения туловища, характерного для позы спокойно сидящей птицы, чайка наклоняет голову с широко раскрытым клювом к земле, часто (но не всегда) подгибая ее затем под грудь, по направлению к цевкам (рис. 1 *а–г*). Иногда голова при движении вниз слегка отклоняется в сторону от саггитальной линии. В некоторых

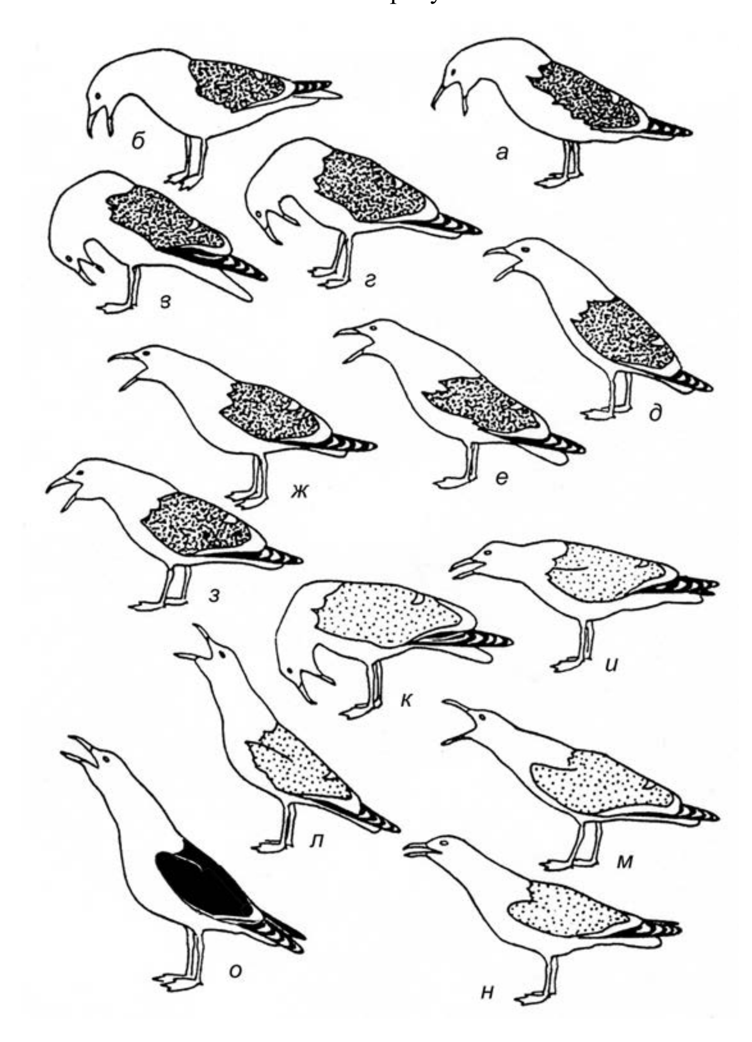


Рис. 1. Моторика демонстраций «долгий крик» у *Larus schistisagus* (*а–з*), *L. a. argentatus* (*и–н*) и *L. marinus* (*о*) (*и–н* – по фотографиям В.И. Грабовского, *о* – из Bergmann, Helb, 1982). Объяснения в тексте.

случаях при завершении этой фазы долгого крика подклювье почти касается оперения груди. В следующий момент чайка вытягивает шею под углом вперед, продолжая издавать ритмичные звуковые посылки (рис. 1 *д–ж*). В конечной фазе раскрытый клюв постепенно опускается книзу (рис. 1*з*), и чайка принимает исходное положение. Для позы долгого крика у тихоокеанской чайки характерен легкий изгиб основания шеи вперед, так что верхний контур последней образует хорошо заметную выпуклость.

Отличия от соответствующей демонстрации серебристой чайки сводятся к следующему. 1. У тихоокеанской чайки отсутствует подготовительная фаза, во время которой туловище серебристой чайки приходит в горизонтальное положение с направленной вперед головой (рис. 1*и*). 2. В фазе опускания головы у серебристой чайки она почти касается надклювьем земли, отверстие раскрытого клюва обращено к пальцам ног. У тихоокеанской чайки клюв подогнут под грудь, его отверстие обращено назад, к цевкам. 3. В следующей за этим фазе у серебристой чайки шея максимально выпрямлена, клюв обращен под углом кверху, тогда как у тихоокеанской он направлен обычно вперед, не возвышаясь над линией горизонтали.

Анализ фотокадров показал, что в этой фазе угол подъема надклювья над горизонталью колеблется у серебристой чайки от 0 до 50°, причем только в двух случаях (7.1%) из 28 надклювье не приподнято над горизонталью. У тихоокеанской чайки угол надклювья относительно горизонтали варьирует от –30 до 30°; в 17 случаях (73.9%) из 23 надклювье располагается на уровне горизонтали или ниже его (различия по критерию

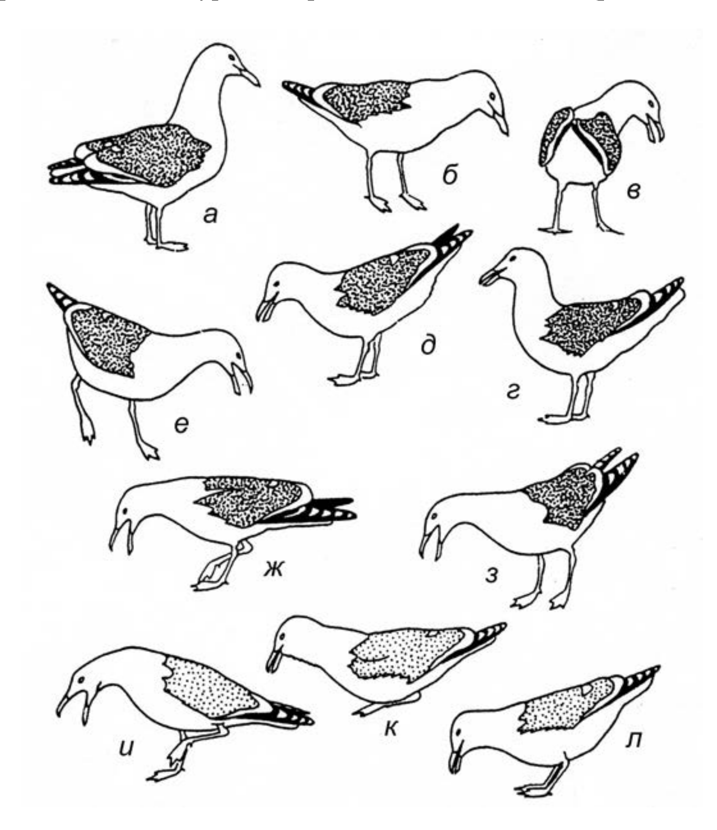


Рис. 2. Элементы моторики сигнального поведения *Larus schistisagus (а–з)* и *La. argentatus* (*и–л*): *а* – прямая поза; *б, в* – позы во время клевания земли; *г, д, к, л* – кашляние; *е–з, и* – поза мяукающего крика (*и–к* – по фотографиям В.И. Грабовского). Объяснения в тексте.

Стьюдента достоверны при $p < 0.001$). Просмотр фотокадров наводит на мысль, что в этой фазе у серебристой чайки, в отличие от тихоокеанской, может иметь место выраженная протракция надклювья (Е.Г. Потапова, личное сообщение). У серебристой чайки при долгом крике кистевые сгибы крыла нередко слегка отставлены (29% случаев, $n = 27$), у тихоокеанской чайки они почти неизменно прижаты к телу и прикрыты контурным оперением (отставлены лишь в 5.3% случаев, $n = 19$); различия по критерию Стьюдента достоверны при $p < 0,001$).

Эпизодические наблюдения за чайками формы *vegae* позволяют считать, что у них демонстрация «долгий крик» воспроизводится по тому же типу, что и у номинативной *L. a. argentatus.* Поза долгого крика у морской чайки *L. marinus* (по крайней мере в той фазе, что изображена на рис. 1*о*) отличается от соответствующей позы тихоокеанской чайки в такой же степени, как и поза долгого крика у серебристой чайки.

Мяукающий крик. Эта моторно-акустическая конструкция представлена у тихоокеанской чайки в двух вариантах, связанных полной гаммой промежуточных состояний. Один вариант по моторике напоминает начальную фазу демонстрации «долгий крик» (рис. 2 *ж*) и не отличается явным образом от демонстрации мяукающего крика у других больших белоголовых чаек, в том числе и серебристой чайки (рис, 2 *и*). Эта демонстрация ситуационно неспецифична и обычно непродолжительна во времени. Второй вариант той же демонстрации (рис. 2 *е,з*), характеризующийся удлиненной линией шеи и ее плавными изгибами, не описан для серебристой чайки. Эта демонстрация чрезвычайно характерна для начальных этапов консолидации пары, когда происходит выбор места для гнезда и приближается начало гнездостроения, В это время самец подолгу расхаживает в описываемой позе по своему участку, проделывая акты зачаточного гнездостроения, контактируя с самкой и конфликтуя с соседями. В этих ситуациях мы наблюдаем своеобразный конгломерат активностей, включающий в себя манипуляции со строительным материалом, второй вариант мяукающего крика, разные варианты кашляния (рис. 2 *г, д*) при взаимодействиях с самкой и целый спектр агонистического поведения (рис. 2 *а–в*), адресованного чайкам с соседних участков. Все перечисленные позы чередуются в случайной последовательности и представляют собой, по существу, звенья единого континуума моторных актов разной функциональной окраски (см. ниже, «Организация социальных взаимодействий»).

Кашляние. У тихоокеанской чайки характерными особенностями этой демонстрации в ее моторной части являются: во-первых, своеобразная вертикальная постановка ног (рис. 2*г, д*) перед припаданием на грудь (сравни с рис. 2 *л, к,* иллюстрирующим аналогичное поведение у серебристой чайки); во-вторых, характер движений головы при произнесении акустического сигнала «кашляние». В отличие от серебристой чайки, в этот момент голова судорожно дергается не только вверх-вниз, как у названного вида, но одновременно совершает короткие беспорядочные движения в горизонтальном направлении. Каждая такая серия движений выглядит словно не вполне координируемое чайкой «болтание» головой одновременно в нескольких направлениях.

Клевание земли и угрожающие выпады клювом. Совместное кашляние членов пары нередко привлекает внимание соседей, так что некоторые из них подходят к границе территории данной пары и также проделывают движения кашляния. Реакцией на это хозяина участка является своеобразное территориальное поведение: чайка направляется к границе своего участка и многократно проделывает движения клевания земли, чередующиеся с выпадами в сторону соседа, которые производятся закрытым либо приоткрытым клювом. В таких ситуациях эти два акта континуально связаны как друг с другом, так и с чередующимися с ними движениями кашляния. Для всех трех типов демонстраций характерны сходные «угловатые» очертания головы, «поклоны» и всевозможные варианты опускания клюва и прикосновения им к субстрату.

При демонстрации клевания земли голова на удлиненной шее (рис. 2*б*) особым «расслабленным» движением, словно бы пассивно «падает» вниз и ударяет полураскрытым клювом (рис. 2*в*) о землю, после чего птица, как бы отплевываясь, коротко и резко поводит клювом из стороны в сторону, стряхивая с него налипшие комки почвы. Клевание земли перемежается с угрожающими выпадами через границу; при этом конфликтующие особи нередко почти соприкасаются клювами, не переходя при этом через строго соблюдаемую пограничную линию. Описанные угрожающие выпады и производимые словно бы с неохотой движения клюва по направлению к земле весьма сходны с элементами агонистического поведения черноголового хохотуна *L. ichthyaetus* в момент конфликтов между сидящими на соседних гнездах чайками.

Клевание земли является, несомненно, гомологом «дергания травы» у серебристых чаек, которое совершенно не характерно для тихоокеанской чайки.

Вскидывание головы, как и у других видов чаек,– это характерный элемент всевозможных позитивных взаимодействий между членами пары (возобновление контакта после отсутствия одного из партнеров, предкопуляционное поведение, выпрашивание корма самкой и т.д.) и лишь изредка наблюдается в иных контекстах в качестве единичных актов. Особенностью этой демонстрации у тихоокеанской чайки является то, что в некоторых случаях (хотя далеко не всегда) голова в своем движении кверху переходит линию вертикали и движется немного назад, по направлению к спине. Этот вариант вскидывания головы описан у некоторых видов чаек (например, у делаверской чайки *L. delawarensis* – см. Литвиненко, 1980: 60), но не упоминается в каталогах поведения серебристой и большой морской чаек.

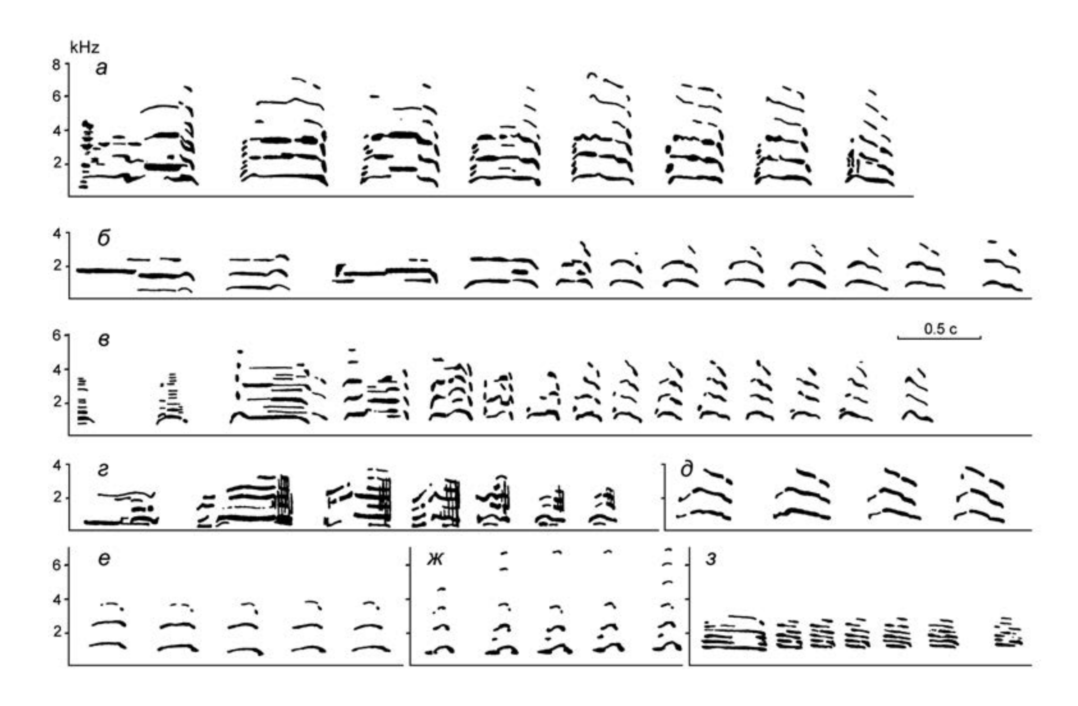



Рис. 3. Вокализация «долгий крик» у *Larus schistisagus* (*а*)*,* формы *vegae* (*б*)*. L. a. argentatus* (*в*)*, L. marinus* (*г*), *L. hyperboreus* (*д*)*, L. glaucescens* (*е*), L *occidentalis* (*ж*)*, L. dominicanus* (*з*). В позициях *д–ж* даны только центральные фрагменты вокальных конструкций (*в* – по фонограмме В.И. Грабовского; *г, д* – из Bergmann, Helb, 1982; *е- з* – из Hand, 1981).

Касаясь других моторных координаций, упоминание которых важно в сравнительном аспекте, следует отметить относительную редкость использования в коммуникации тихоокеанской чайки прямой угрожающей позы, для которой к тому же совершенно не характерны отставленные кистевые сгибы крыльев (рис. 2*а*), чем эта демонстрация отчетливо отличается от соответствующей позы у серебристой чайки (Тинберген, 1974, с. 58). Еще реже наблюдается у взрослых тихоокеанских чаек горизонтальная сгорбленная поза (hunched posture), производная от комплекса ювенильного поведения. В период наших наблюдений ни разу не отмечена поза «лебединой шеи» (head set), весьма характерная, как и предыдущая, для хохотуньи *L. cachinnans* (Панов и др., 1991, с. 85).

Репертуар акустических сигналов

Мы исходим из представлений, что многообразие звуков, слагающих видоспецифическую вокализацию чаек, имеет смысл рассматривать в качестве многомерного континуума, основанного на комбинаторике трех основных параметров: длительность посылок, форма их огибающей и характеристика доминантных частот. Внутри этого континуума условно проводятся границы, искусственно размежевывающие те или иные «типы акустических сигналов», часть из которых входят в традиционные классификации, а другие остаются за их пределами (Панов и др., 1991*а*: 75, 79). В приводимом ниже перечне затронуты главным образом те звенья звукового континуума, которые принято использовать в сравнительной этологии чаек, так что каталог этот не претендует на исчерпывающую полноту. В соответствии с принципами, предложенными в приведенной работе (Панов и др., 1991*а*: 81), далее будут последовательно рассмотрены два класса вокальных сигналов: а) скоординированных с описанными выше моторными конструкциями (такими, например, как последовательность движений при демонстрации «долгий крик») и б) автономные от тех или иных двигательных координации (повседневная позывка и др.).

Вокализация долгий крик. У тихоокеанской чайки этот вокальный сигнал состоит обычно из шести-восьми звуковых посылок, длительность которых прогрессивно сокращается (рис. 3*а*). Несущая частота находится в области порядка 0.6 кГц, основная энергия сосредоточена в трех первых гармониках.

Будучи сходным с соответствующим сигналом номинативной формы серебристой чайки (рис. 3*в*) по частотным характеристикам, долгий крик тихоокеанской чайки резко отличается от него по числу звуковых посылок (у *L. a. argentatus* их число на одну демонстрацию составляет 10–16, в среднем 12.8 ± 0.43) и по другим особенностям временной организации. Длительность посылок в средней фазе долгого крика у тихоокеанской чайки в 2–3 раза длиннее, чем у *L. a. argentatus* (300–480 мс и 120–180 мс, соответственно), Длительность пауз между посылками различается столь же существенно (180–230 мс и 80–130 мс, соответственно). По этим двум параметрам форма *vegae* занимает как бы промежуточное положение (посылки 210–250 мс паузы 100–140 мс), обнаруживая, тем не менее, более близкое сходство с серебристой чайкой (рис. 3*в*). От симпатричной с ней формы *vegae* тихоокеанская чайка отличается также характером распределения звуковой энергии по гармоническим составляющим (долгий крик тихоокеанской чайки имеет больше высокочастотных элементов),

Как следует из сравнения позиций *а* и *г* на рис. 3, долгий крик тихоокеанской чайки отличается от соответствующего сигнала большой морской чайки не только по характеру временной организации, но и по основным частотным характеристикам (в частности, несущая частота у второго вида лежит в области 0.3 кГц, при соответствующем значении 0.6 кГц у тихоокеанской чайки),

Мяукающий крик. Под этим названием объединяется большое число звуков, значительно варьирующих по длительности и частотным характеристикам. На рис. 4*А* по-

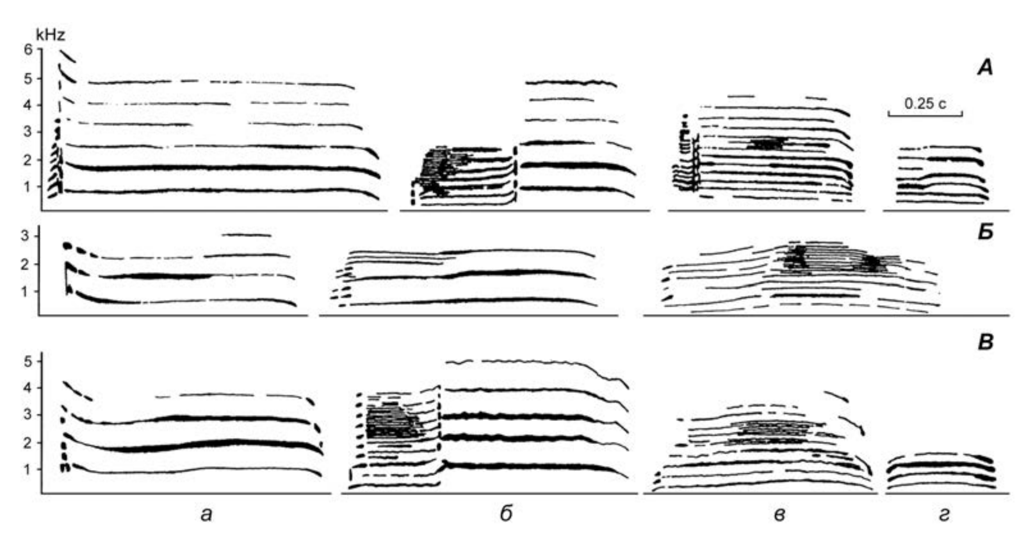


Рис. 4. Вокализация «мяукающий крик» у *Larus schistisagus* (*А*), формы *vegae* (*Б*) и *L. a. argentatus* (*В*). (*В* – по фонограммам В.И. Грабовского). Объяснения в тексте.

казано несколько вариантов этой категории сигналов: «звонкий» мяукающий крик (*а*), «глухой» (или «хриплый») (*в*), объединяющий в себе оба названных звука (*б*) и «глухой короткий» мяукающий крик (*г*). Три первых варианта (произносимые обычно в позе, подобной изображенной на рис. 2*ж*), имеют в большинстве случаев длительность от 600 до 1220 мс, хотя иногда в форме особого «печального крика», чаще произносимого на лету, сокращаются до 380–450 мс. Четвертый, «короткий» вариант мяукающего крика (длительность 460–540 мс) произносится, как правило, в позе, изображенной на рис. 2 *е–з*, и представляет собой переходное состояние между собственно мяукающим криком и особым «мычанием» (рис 5 *Аж*), которое по ряду признаков сближается с акустическим сигналом «кашляние» (см. ниже),

Мяукающий крик обычно произносится сериями по три-пять посылок с паузами, варьирующими в широких пределах (280–1750 мс). Мычание воспроизводится в состоянии сильного возбуждения (при выборе места для гнезда, при брачных взаимодействиях) весьма продолжительными сериями с паузами тем более короткими, чем короче сами посылки мычания. Длительность пауз колеблется от 170 до 650 мс. В такого рода сериях звуки типа мычания зачастую чередуются с сигналом «кашляние».

Как видно из рис. 4, имеют место явная гомология и большое структурное сходство между сигналами типа «мяукающий крик» у тихоокеанской чайки, серебристой чайки и у формы *vegae*, причем первая из них отличается от двух других минимально выраженной амплитудной модуляцией и, судя по всему – более широким спектром частот.

Кашляние. Короткий звук гармонической природы, произносимый в составе длительных серий, иногда в комбинации с другими звуками сходной структуры. Длительность одной посылки составляет у тихоокеанской чайки 70–230 мс, длительность пауз между посылками – 110–250 мс. Несущая частота лежит в области 0.3–0.5 кГц. В зависимости от распределения энергетических максимумов можно выделить два варианта кашляния – «глухое» и «звонкое». В первом случае энергетические максимумы сосредоточены в области 0.5–1.5 кГц и представлены обычно II–V гармониками (рис. 5*А д, е*). В случае «звонкого» кашляния энергия распределена в гораздо более широком диапазоне частот (1.0–4.5 кГц), а энергетические максимумы приходятся на первые четыре-пять четных гармоник (II, IV, VI и т.д. – см. рис. 5*А з*).

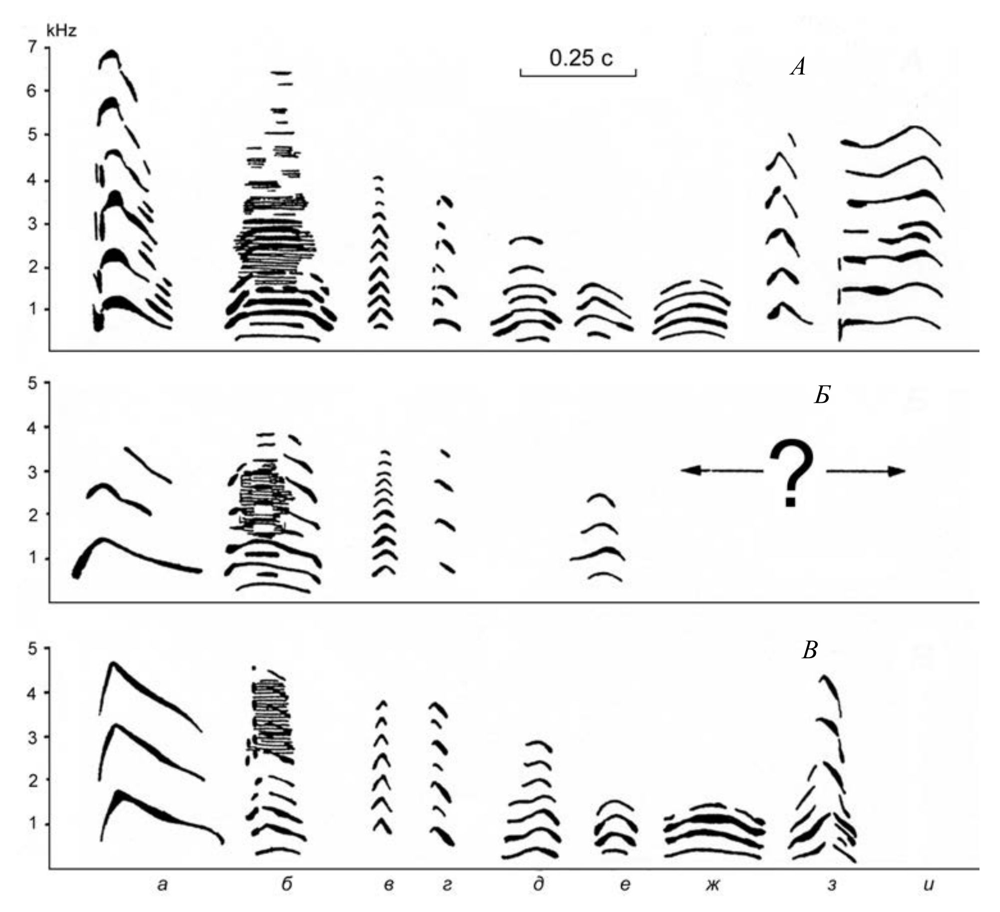


Рис. 5. Элементы вокализации *Larus schistisagus* (*А*), формы *vegae* (*Б*) и *L. a. argentatus* (*В*) (*В* – по фонограммам В.И. Грабовского): *а, б* – повседневные позывки; *в, г* – стаккато; *д–е* – кашляние; *ж* – мычание; *з* – звонкое кашляние; *и* – сигнал, промежуточный между звонким кашлянием и позывкой при вскидывании голов.

При удлинении посылок глухого кашляния они переходят в упоминавшееся выше прерывистое «мычание». Удлиненные посылки звонкого кашляния могут быть выстроены по характеру их акустической структуры в непрерывный ряд, ведущий к звукам, которые очень напоминают позывки при вскидывании головы (рис. 5*А и;* сравни с рис. 6*А г*). Все перечисленные варианты звуковых посылок могут, чередуясь друг с другом, складываться в разнообразные гетеротипические последовательности. Наиболее характерны длительные последовательности посыпок глухого кашляния с включением в них сравнительно коротких серий звонкого кашляния, а также последовательности, в которых гомотипические серии глухого кашляния чередуются с одиночными посылками или сериями мычания.

Как видно из рис. 5, четыре из пяти рассмотренных звуков имеют явных гомологов в репертуаре серебристой чайки (рис. 5*В*). Отсутствие соответствующего сигнала в позиции «*и*» у последнего вида объясняется, скорее всего, неполнотой полученных для него фонограмм. То же самое можно сказать, как мы полагаем, и в отношении формы *vegae*, фрагментарность акустического изучения которой позволила выявить у него лишь наиболее часто встречающийся у всех сравниваемых таксонов сигнал «глухое кашля-

ние». Нетрудно видеть, что при сравнении тихоокеанской и серебристой чаек перед нами не только полная гомология сигналов категории «кашляние», но и очень большое их структурное сходство.

Позывки при вскидывании головы. При известной изменчивости этого сигнала (обязанной индивидуальным характеристикам особей и отсутствию абсолютной стереотипности данного сигнала в репертуаре каждого индивида) он характеризуется у тихоокеанской чайки общими особенностями формы огибающей. Она имеет «вогнутые» очертания в начальной части посылки и монотонный заключительный фрагмент с невыраженной частотной модуляцией (частота остается в этом фрагменте постоянной либо слегка понижается к концу сигнала – см. рис. 6*А*).

Эти позывки обычно воспроизводятся сериями. Длительность каждой позывки составляет обычно 110–370 мс, реже – до 500–630 мс. Минимальная длительность пауз 450–1500 мс. Сигнал имеет гармоническую природу, энергетические максимумы сосредоточены в разных случаях в области до 3–7 кГц.

Как видно из рис. 6, при сходстве этого сигнала с его гомологом у серебристой чайки по частотным характеристикам в большинстве случаев имеют место явные различия в форме огибающей, хотя иногда (рис. 6*г)* эти различия практически сходят на нет.

Наряду с рассмотренными четырьмя типами акустических сигналов, более или менее тесно скоординированными с соответствующими двигательными комплексами, нам предстоит рассмотреть ряд других типов вокализации, в целом не связанных с какими-либо определенными формами моторики,

Повседневные позывки. Сюда относится спонтанная вокализация, наиболее характерная для птиц в полете, и всевозможные варианты криков в ситуациях тревоги. При весьма высокой изменчивости этих сигналов, затрагивающей в основном длитель-

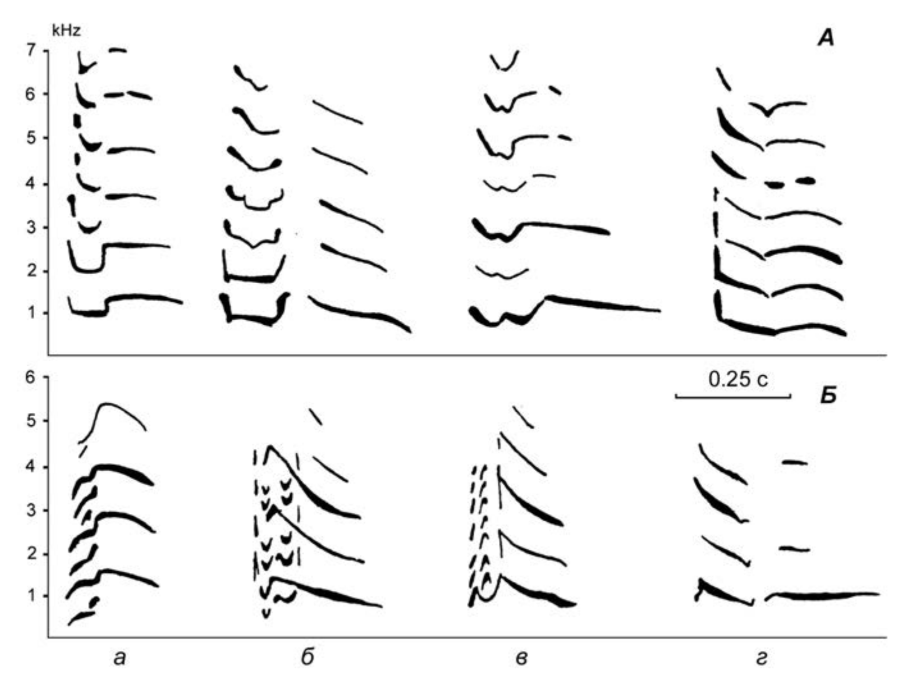


Рис. 6. Позывки при вскидывании головы у *Larus schistisagus* (*А*) и *L. a. argentatus* (*Б*). (*Б* – по фонограммам В.И. Грабовского).

ность посылок и способы организации их в последовательности, удается выявить два сравнительно стереотипных звука. Один из них звучит как мелодичное «иау» (рис. 5*А а*), другой – как грубое, хриплое «кхау» или «кроу» (рис. 5*А б*). Несущая частота первого из названных звуков лежит в области около 0.5 кГц, основная энергия распределяется по первым трем-четырем нечетным гармоникам. Нередко присутствуют также более высокочастотные составляющие (XI и XII гармоники), лежащие в области 7–8 кГц. На сонограммах неизменно выявляются обертоны. Длительность посылок составляет 200–300 мс. Посылки второго, «хриплого» сигнала имеют ту же длительность, но несущая частота занимает область порядка 0.2 кГц. Максимум энергии приходится на IV–VI и IX–XII гармоники (могут быть и другие варианты), лежащие в области до 3 кГц. По общему характеру посылка занимает среднее положение между гармоническим и широкополосным шумовым звуком.

Оба описанных сигнала имеют гомологов у номинативного подвида серебристой чайки и у формы *vegae* (рис. 5*Б* и 5*В а, б*), отличающихся от интересующих нас сигналов тихоокеанской чайки как по частотным характеристикам, так и по форме огибающих. При этом повседневные посылки *argentatus* и *vegae* могут рассматриваться как варианты единого структурного типа (что особенно очевидно при сопоставлении рис. 5*Б а* и 5*В а*), хотя для формы *vegae* характерны менее выраженная частотная модуляция и концентрация энергии в более низкочастотной области спектра.

Стаккато. Сигнал, наиболее характерный для состояния ярко выраженной тревоги, но иногда воспроизводимый тихоокеанскими чайками и в других ситуациях – например, в различных социальных контекстах сразу же вслед за демонстрацией «долгий крик».

Стаккато представляет собой короткие серии, состоящие из двух-пяти посылок, каждая из которых представляет собой звук гармонической природы длительностью 40-80 мс. Длительность пауз между посылками 70–120 мс. Наряду с типичным, глухо звучащим стаккато у тихоокеанской чайки есть также «звонкий» вариант, в котором основная энергия приходится на первые четыре нечетные гармоники (рис. 5*А г*).

Оба варианта стаккато присутствуют также в репертуарах *argentatus* s.str. и *vegae* (рис, 5*Б* и 5*В в*, *г*). Эти звуки не имеют, по всей видимости, сколько-нибудь заметных отличий от соответствующих сигналов тихоокеанской чайки.

Организация некоторых типов социальных взаимодействий

Здесь мы суммируем данные об организации трех типов взаимодействий у тихоокеанской чайки, Это позитивные взаимодействия между самцом и самкой: 1) на начальных стадиях гнездостроения и 2) при смене насиживающих птиц на гнезде, а также 3) негативные, агонистические взаимодействия между членами соседствующих пар при патрулировании территориальных границ.

Начальные этапы гнездования. Последовательность событий, отвечающих данному типу активности, мы наблюдали 23.VI 1991 г. на протяжении 2.5 *ч* (6 *ч* 30 *мин* – 9 *ч* 00 *мин*), причем события были в самом разгаре уже к началу наблюдений. Взаимодействовали, как мы полагаем, члены пары, запаздывающей с гнездованием. Активную роль играла птица, которая была, судя по ряду признаков, самцом. Второй партнер (предположительно самка) большую часть времени оставался пассивным, лишь периодически вступая в согласованные взаимодействия со своим компаньоном. Чаще всего в этих ситуациях имело место совместное кашляние (как правило, в положении стоя напротив друг друга или под углом к оси тела партнера, но иногда – и в сидячем положении). Реже мы наблюдали обмен демонстрациями «долгий крик» либо совместный парал-

лельный проход в позах мяукающего крика. Один раз самка взяла клочок строительного материала, с которым постоянно манипулировал самец (см. ниже), и отнесла его на несколько метров в сторону.

Многочасовая активность самца в той ее части, которая не была явным образом согласована с поведением самки, представляла собой довольно беспорядочную смесь следующих действий: 1) взятие одного и того же клочка растительной ветоши и перекладывание его с места на место в облюбованной самцом щели между камнями; 2) топтание на месте и беспорядочное хождение по участку в повседневной позе или в позе мяукающего крика (второй его вариант – см. рис. 2 *е,з*) со строительным материалом в клюве или без него; 3) поклоны разной интенсивности (часто с прикосновением клювом к земле), нередко имитирующие «вхолостую» описанные выше манипуляции со строительным материалом, отсутствующим в данный момент; 4) усаживание на грунт (иногда – с растительной ветошью в клюве) с последующим припаданием грудью к субстрату, сопровождаемым движениями лап из-под себя назад (как при выкапывании гнездовой ямки – даже в том случае, если самец присаживался на голый каменный монолит); 5) воспроизводимые с разной степенью выраженности движения кашлянья; 6) эпизодические демонстрации «долгий крик», часто с редуцированной первой фазой; 7) кратковременные чистки оперения, иногда перемежающиеся движением вскидывания головы. Небезынтересно отметить, что, таким образом, в описанном конгломерате поведения присутствуют, наряду с фрагментами гнездостроительного поведения, практически все рассмотренные выше типы моторных сигнальных актов,

Акустическое сопровождение рассмотренного конгломерата действий представляет собой почти непрерывный континуум звуков от звонкого удлиненного варианта мяукающего крика, через укороченный мяукающий крик и мычание до кашляния. Основной звуковой фон создают гомотипические серии мычания (с меняющимся ритмом следования посылок) и гетеротипические серии «кашляние – мычание». Изредка монотонность этой вокализации нарушают другие звуки (например, долгий крик).

Адресованное самке (либо спонтанное) поведение самца, квалифицируемое нами как начальная фаза гнездостроения, постоянно перемежалось агонистическими акциями, адресованными чайкам с соседних территорий (см. ниже).

Смены на гнезде. В период наблюдений большинство пар в исследованном участке колонии находилось на стадии инкубации кладок. В большинстве случаев наблюдавшиеся нами смены насиживающих партнеров не сопровождались какими-либо демонстрациями. Хотя прилетающая на смену птица, как правило, еще в воздухе издает мяукающий крик, после посадки она движется к гнезду чаще всего в повседневной позе. Лишь в одном случае готовый сменить наседку самец подошел к гнезду в позе мяукающего крика, и когда самка встала с кладки, оба партнера некоторое время проделывали движения вскидывания головы, сопровождая эти действия соответствующими вокальными сигналами. Затем самка покинула место встречи, приняв слабо выраженную горизонтальную («птенцовую») позу. Мы не наблюдали приноса строительного материала чайками, прибывающими на смену своим насиживающим партнерам (в отличие от других видов чаек, «достраивающих» гнездо в период насиживания – см., например, Панов и др., 1991: 85).

Агонистические взаимодействия на границах территорий. В протоколах наших наблюдений содержатся сведения о 22 конфликтах между чайками, занимавшими соседствующие территории. Анализ такого рода ситуаций показывает, что чайки, гнездящиеся на примыкающих друг к другу территориях, конфликтуют друг с другом в одних и тех же точках, на ограниченном участке границы, разделяющей их участки. Как толь-

ко сюда подходит свободная от насиживания чайка из одной пары, сразу же с другой стороны границы появляется ее постоянный оппонент. Ни тот, ни другой из противников не пытаются пересечь линию границы. Обе чайки делают выпады в сторону друг друга слегка приоткрытыми (редко – полуоткрытыми, т.н. jabbing) клювами, чередуя эти угрозы с клеванием земли (см. выше). При этом дистанция между соперниками не превышает обычно 1 м, а расстояние между концами их клювов в моменты одновременного клевания ими земли составляет подчас всего лишь около 20 см. В этих ситуациях характерны также разглядывание земли (stare down), опускание клюва вниз и прикосновение им к субстрату. Весь этот комплекс действий совершается в молчании либо сопровождается уже описанными длительными сериями мычания.

При попытке одного из оппонентов покинуть место встречи, второй подходит ближе и пытается, словно бы невзначай, клюнуть противника. Изредка такое поведение может привести к короткой драке. Покидая ненадолго место встречи, чтобы тут же вернуться назад, чайка принимает при этом позу мяукающего крика (в сопровождении соответствующего акустического сигнала), которая нередко переходит в кратковременную демонстрацию кашляния. Возможны эпизоды совместного кашляния конфликтующих на границе чаек.

Обсуждение результатов

Проведенный сравнительный анализ сигнального поведения тихоокеанской чайки и номинативного подвида серебристой чайки показывает существование целого спектра различий между ними как в моторных, так и в акустических компонентах сигнализации. В сфере моторики обнаруживаются различия по крайней мере по четырем признакам организации движений и конфигурации поз при демонстрации «долгий крик», а также явные черты своеобразия тихоокеанской чайки по сравнению с серебристой в характере выполнения актов кашляния и вскидывания головы. Создается впечатление, что выделенный нами второй вариант позы мяукающего крика, а также демонстрации клевания земли при территориальных конфликтах обладают вполне определенной спецификой у тихоокеанской чайки при сравнении этих моторных координации с их гомологами у серебристой чайки.

В сфере вокализации явные различия между тихоокеанской и серебристой чайками обнаруживаются по крайней мере в трех типах акустических сигналов. Это основная повседневная позывка, акустическое сопровождение демонстрации вскидывания головы и вокальная конструкция «долгий крик». Во всех случаях различия затрагивают частотные характеристики и форму огибающей, а в последнем случае – также временную организацию вокальной конструкции. В целом можно сказать, что все без исключения типы звуковых сигналов у тихоокеанской чайки занимают более широкую полосу частот (за счет присутствия высокочастотных составляющих), чем у *L. a. argentatus.* Эти различия еще более выражены при сравнении вокализации тихоокеанской чайки и формы *vegae,* исследованные вокальные сигналы которой занимают сравнительно: узкую зону спектра, максимально до 4 кГц.

Все сказанное позволяет прийти к заключению, что тихоокеанская чайка существенно отличается по этологическим признакам от *L. argentatus* и родственных ей форм и, таким образом, не может рассматриваться в качестве подвида серебристой чайки.

Из-за отсутствия в литературе достаточно полных описаний сигнального поведения морской чайки *L. marinus* мы не можем провести столь же детализированный сравнительно-этологический анализ этого вида и тихоокеанской чайки. Однако имеющиеся отрывочные литературные данные (Cramp, Simmons, 1988; Юдин, Фирсова, 1988) и анализ доступных нам фонограмм голоса морской чайки заставляют оценить

гипотезу конспецифичности морской и тихоокеанской чаек как не имеющую под собой достаточной почвы. В частности, все исследованные нами типы звуковых сигналов морской чайки лежат в низкочастотной области спектра (несущая частота имеет значение порядка 0.3 кГц при значениях этого параметра порядка 0.6 кГц у тихоокеанской чайки), Эти различия можно было бы отнести за счет более крупных размеров морской чайки, однако такое предположение теряет свою силу, если принять во внимание, что у немного менее крупного бургомистра *L. hyperboreus* значения несущей частоты и характер распределения энергии по гармоникам в целом совпадают с соответствующими параметрами звуковых сигналов более мелких чаек – таких, как серебристая и тихоокеанская (рис. *3г, д*).

Таким образом, тихоокеанская чайка представляет собой самостоятельный, хорошо дифференцированный вид, обнаруживающий, вероятно, несколько большее сходство с серебристой чайкой, чем с морской. Остается рассмотреть вопрос, действительно ли тихоокеанская чайка имеет более тесные генеалогические связи с американскими видами чаек (*L. glaucescens, L. occidentalis, L. dominicanus*), чем с евразийскими, как полагают Юдин и Фирсова (1988). К сожалению, имеющиеся сведения по поведению трех названных американских видов недостаточны для того, чтобы обсуждать гипотезу Юдина и Фирсовой в деталях. Однако то, что известно сейчас в этом отношении (описание агонистического поведения *L. glaucescens* в работе Stout, 1975 и данные по вокализации интересующих нас американских видов в статье Hand, 1981), не дает сколько-нибудь очевидных свидетельств в пользу этой гипотезы (ср. например, позицию *а* с позициями *е, ж* и *з* на рис. 3).

Обращаясь к вопросу о генеалогических связях и о возможном таксономическом статусе формы *vegae,* можно утверждать, что по сумме признаков (включая сюда и признаки поведения) она бесспорно стоит ближе к европейским расам *L. argentatus,* чем к каким-либо другим евразийским большим белоголовым чайкам (в частности, можно отбросить предположение о принадлежности ее к группе *cachinmns,* высказывавшееся в работе Kist, 1961). Сходство между *vegae* и *L. glaucescens* по некоторым структурным особенностям долгого крика (рис. 3) не сопровождается, по всей видимости, столь же высоким сходством по другим признакам их вокализации и поведения (Stout, 1975). Подчеркивая максимальное сходство *vegae* с *L. argentatus* s.str., правомерно в традициях практической таксономии сохранить за первой имя *L. argentatus vegae.* Однако принимая во внимание отсутствие потока генов, который связывал бы *vegae* с европейскими *L. argentatus* (поток генов прерывается по крайней мере один раз в районе Кольского п-ова –см. Фильчагов, Семашко, 1987) и с американской *(argentatusl) smithsonianus,* следует признать, что проблема эволюционно-генетического статуса *vegae* остается пока открытой[2].

Остается ответить на последний вопрос, поставленный в начале статьи: насколько реально предположение Кищинского (1980) о возможности регулярной гибридизации между тихоокеанской чайкой и формой *vegae* в зонах их вторичного контакта? Хотя, как нам удалось показать в этой работе, различия в сигнальном поведении этих чаек достаточно существенны, несходство это, на наш взгляд, не столь велико, чтобы полностью исключить возможность гибридизации между *shistisagus* и формой *vegae.* Их коммуникативные системы полностью изоморфны друг другу, все типы сигналов в репертуаре тихоокеанской чайки имеют, судя по всему, гомологов в репертуаре формы *vegae.*

---

[2] Согласно результатам недавних молекулярных исследований, *L. shistisagus* входит в кластер форм, включающих в себя также *vegae* (не являющуюся подвидом *argentatus*) и давшим начало североамериканским *L. glaucenscens* и *L. smithsonianus*, связанных друг с другом потоками генов. *L. shistisagus* филогенетически очень сильно удалена от *L. marinus* (Dorit Liebers-Helbig, 2010).

При этом степень структурного подобия в парах гомологичных сигналов (или, точнее, типов сигналов) достаточно высока. Этологические различия между тихоокеанской чайкой и формой *vegae* в целом сопоставимы с различиями между серебристой чайкой и бургомистром, которые, как известно (Ingolfsson, 1970; Панов, 1989), широко гибридизируют в некоторых зонах их вторичного контакта.

Литература

Зеленская Л.А. 1992. Зависимость плотности гнездования, устройства гнезда и успеха инкубации от биотопического размещения гнезд у тихоокеанской чайки. Зоол. журн. 71(7): 93-108.

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1983. Влияние численности и плотности гнездовых поселений на успех размножения у хохотуньи *Larus argentatus cachinnans*. Зоол. журн. 62 (10): 1533-1540.

Кищинский А.А. 1980. Птицы Корякского нагорья. М.: Наука. 335 с.

Литвиненко Н.М. 1980. Чернохвостая чайка. М.: Наука. 144 с..

Панов Е.Н., 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.

Панов Е.Н., Грабовский В.И., Зыкова Л.Ю. 1991. Биология гнездования, поведение и таксономия хохотуньи *Larus cachinnans*. 2. Сигнальное поведение и коммуникация в период гнездования. Зоол. журн 70 (1): 76-90.

Панов Е.Н., Грабовский В.И., Зыкова Л.Ю. 1991*a*. Биология гнездования, поведение и таксономия хохотуньи *Larus cacchinnnas*. 3. Видоспецифичность коммуникативных сигналов. Зоол. журн. 70 (3): 73-89.

Портенко Л.А. 1973. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Л.: Наука. 323 с.

Тинберген Н. 1974. Мир серебристой чайки. М.: Мир. 272 с.

Фильчагов А.В., Семашко В.Ю. 1987. Распространение и экология западносибирской серебристой чайки (*Larus argentatus heuglini* Bree, 1876) на Кольском полуострове. Бюлл. МОИП. Отд. биол. 92(3): 37-42.

Юдин К.А., Фирсова Л.В. 1988. Тихоокеанская чайка. С. 146-152 в: Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука.

Bergmann H.-H., Helb H.-W. 1982. Stimmen der Vogel Europas. Munchen, Wien, Zurich: BLV Verglagsgesellschaft. 416 S.

Cramp S., Simmons K. 1983. The birds of Western Palearctic 3. Oxford Univ. Press. 913 p.

Hand Ju.L. 1981. A comparison of vocalizations of western gulls (*Larus occidentalis occidentalis* and *L. o. livens*). Condor 83: 289-301.

Ingolfsson A. 1970. Hybridization of glaucous gull *Larus hyperboreus* and herring gull *L. argentatus* in Iceland. Ibis 112: 340-362.

Kist J. 1961. «Systematische» beschouwingen naar aanleiding van de waarneming van Heuglins geelpootzilvermeeuw, *Larus cachinnans heuglini* Bree in Nederland. Ardea. 49: 1-51.

Liebers-Helbig D., V. Sternkopf, Helbig A.J., de Knijff P. 2010. The herring gull complex (*Larus argentatus – fuscus – cachinnans*) as a model group for recent Holarctic vertebrate radiations. Pp. 351-370 in Evolution in action (Glaubrecht M. ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. http://gull-research.org/papers/gullpapers1/2010-Herring%20Gulls-Springer%20Verlag.pdf

Stegmann B.K. 1934. Uber die Formen de grossen Mowen «Subgenus *Larus*» und ihre gegenseitigen Beziehungen. J. Ornithol. 72: 340-380.

Stout J.F. 1975. Aggressive communication by *Larus glaucescens* III. Description of the dispalys related to territorial protection. Behaviour 55: 181-208.

25. Сравнительный анализ коммуникативных систем в двух крупных таксонах ржанкообразных (Charadriiformes): чайки и крачки[1]

Чайки и крачки представляют собой два варианта единой «жизненной формы» прибрежных колониальных птиц, охотящихся за пределами гнездовых биотопов и добывающих корм главным образом с поверхности воды либо на небольших глубинах. Тот факт, что чайки и крачки близки по образу жизни, делает эти две группы сопоставимыми в плане поиска морфологических коррелятов, которые могли быть значимыми в эволюции и дивергенции их коммуникативных систем. Задача настоящей работы состоит в попытке выявить системный характер связей между морфо-функциональной спецификой трофического поведения, с одной стороны, и организацией коммуникативного процесса, с другой.

Объект исследования, материалы и методы

Единое мнение о глубине морфо-биологической дивергенции чаек и крачек отсутствует, так что разные исследователи придают этим группам разный таксономический статус. Согласно одной точке зрения, они заслуживают лишь ранга подсемейств (Larinae и Sterninae) в составе единого семейства чайковых Laridae (Юдин, 1965; Зубакин, 1988). В другой системе взглядов чайки и крачки рассматриваются в качестве самостоятельных семейств Laridae и Sternidae, то есть приравниваются по уровню морфо-биологического своеобразия к таким таксонам, как ржанки Charadriidae и чистики Alcidae (см., например, Белопольский, Шунтов, 1980; Cramp, Simmons, 1983; Cramp, 1985).

Обе интересующие нас группы характеризуются значительной дифференциацией, отражающей неравномерность и многоуровневый характер их дивергентной эволюции. С этим обстоятельством связаны определенные трудности в разграничении таксонов родового (а у чаек – подчас и видового) ранга. Насчитывается не менее 45 видов чаек, объединяемых разными авторы в неодинаковое число родов (от 5 до 12). Нет единого мнения и относительно родовой систематики крачек: 42 вида этих птиц подразделяют на 8–10 родов.

Важно подчеркнуть, что и среди чаек и среди крачек распределение видов по родам неравномерно. И там и тут явно выделяются один крупный центральный род и некая «периферия», состоящая из родов монотипических либо содержащих небольшое число видов. Так, 36 видов (80%) чаек традиционно включают в род *Larus*, а по крайней мере 5 родов считают монотипичскими. Среди крачек 24 вида (56%) относят к роду *Sterna*, 8 (19%) – к роду *Thalasseus*, 2 рода содержат по 3 вида и 5 родов монотипичны.

Предварительный анализ дивергенции коммуникативных систем на видовом уровне позволяет утверждать, что принципы организации коммуникативного процесса в грубой схеме достаточно единообразны в пределах каждой из сравниваемых групп, при том, что каждая характеризуется устойчивыми чертами собственного своеобразия и уникальности. «Информационный шум», сильно затрудняющий задачу сопоставления механизмов коммуникации в двух заметно дивергировавших крупных таксонах, обусловлен множеством частных различий в структуре видоспецифичных сигнальных средств. Понятно, что многообразие, наблюдаемое в этой сфере, возрастает тем сильнее, чем дальше мы уходим от центрального ядра таксона к его периферии.

---

[1] Е.Н. Панов, Л.Ю. Зыкова. Зоол. журн. 2002 81(1): 91-104.

Чтобы выявить наиболее принципиальные черты сходства и различий в коммуникативных системах чаек и крачек, мы уделим максимум внимания сопоставлению имеющихся данных по поведению представителей двух родов, «центральных» для сравниваемых крупных таксонов. Это так называемые «настоящие чайки» рода *Larus* и крачки рода *Sterna*. В качестве модельных объектов мы выбрали чайку-хохотунью *Larus cachinnans*, коммуникативное поведение которой детально описано нами ранее, и речную крачку, *Sterna hirundo*. Наши суждения о достаточно высокой степени единообразия коммуникативного поведения даже у далеко дивергировавших видов внутри каждой из сравниваемых групп базируются на данных по тихоокеанской чайке, *Larus schistisagus* и черноголовому хохотуну, *Larus* (*Ichthyaetus*) *icthyaetus*, а также на неопубликованных материалах по поведению пестроносой и чайконосой крачек (*Thalasseus sandvicensis*, *Gelochelidon nilotica*). В сравнительном плане привлечены также собственные и литературные данные по коммуникативному поведению видов, принадлежащих другим родам чаек и крачек, а также касающиеся некоторых других представителей отряда ржанкообразных.

Описание коммуникативных систем чаек содержатся в ряде наших предыдущих публикаций (Панов, Зыкова, 1981, 2001; Панов и др., 1991*а*, 1991*б*; Панов,1992;) Данные по поведению речной крачки получены в период с 13 апреля по 6 мая 1979 г. на одном из островов в проливе Кара-Богаз-Гол (Восточный Каспий), а также на Осушных о-вах в Красноводском заливе Каспийского моря с 19 апреля по 4 мая 1981 г и с 26 апреля по 2 июня 1982 г. В предгнездовых клубах и в гнездовой колонии за птицами (значительная часть которых мы опознавали индивидуально) наблюдали из укрытий. Наблюдения фиксировали с помощью диктофона. Общее время систематических наблюдений за речной крачкой составило около 100 ч. В эти же сроки получены материалы по пестроносой и чайконосой крачками. Для последнего вида они дополнены наблюдениями на оз. Маныч в Ставропольском крае в мае–июле 1999 г. Здесь же собраны некоторые сведения по белощекой и белокрылой (*Chlidonias hybrida*, *C. leucoptera*) крачкам. Наблюдения фиксировали на видеокамеру CCD TR 3400E.

Акустические сигналы записывали на магнитофоны «Sony TC 800», (скорость 9.5 *см/с*) и «Stellavox» (19.5 *см/с*). Все записи акустических сигналов в сопровождении комментариев наблюдателей вошли в фонотеку голосов Лаборатории сравнительной этологии и биокоммуникации ИПЭЭ. Эта коллекция содержит также оригинальные фонограммы 13 видов чаек и 7 видов крачек. Записи, использованные в данной публикации, обработаны на анализаторе «Sona-Graph 7029 A».

Результаты и обсуждение

Особенности морфо-биологического облика сравниваемых таксонов

Вопреки значительному поверхностному сходству чаек и крачек, они заметно различаются морфологически. Масса первых варьирует от 120 до 1500 г (для 12 палеарктических видов медиана составляет 430 г, мода 775 г). Крачки в среднем заметно мельче – их масса колеблется от 45 до 500 г (медиана 140 г, мода 210 г). В отличие от чаек, крачки имеют более длинные и узкие крылья, а также и непропорционально короткие ноги.

Эти различия в размерах и пропорциях определяют как особенности локомоции в обеих группах, так и кардинальные черты их связей со средой. Для чаек характерны машущий полет с устойчивой траекторией и способность к парению. Они уверенно передвигаются по земле и хорошо плавают, но редко прибегают к нырянию. Крачки с их более стремительным полетом передвигаются в воздухе бросками, постоянно меняя траекторию. Они обычно избегают садиться на воду, но прекрасно ныряют. По земле, из-за своей «коротконогости», передвигаются довольно неуклюже.

Все перечисленные особенности морфологии и локомоции тесно скоррелированы со спецификой трофического поведения сравниваемых групп. Чайки в этом отношении могут рассматриваться как генерализованная жизненная форма, в то время как крачки значительно более специализированы (Юдин, 1965). Чайки обычно не охотятся на лету, для них полет служит лишь средством перемещения к кормовым угодьям, которые могут быть локализованы как на суше, так и в акваториях различного типа. Они одинаково успешно добывают корм и на плаву, и расхаживая по твердому грунту. У крачек, в отличие от чаек, быстрый и маневренный полет составляет стержень их охотничьего поведения. Инспектируя с воздуха поверхность водоема, птица периодически ныряет, схватывая добычу подчас со значительной глубины.

Хотя в обеих группах большинство видов – ихтиофаги, рацион тех и других значительно различается по размерам добываемых жертв. Соответственно размерам тела, чайки потребляют в целом более крупную добычу, нежели крачки. Простые соображения из области энергетики подсказывают, что в период гнездования масса очередной порции корма, которую особь-фуражир доставляет к гнезду дежурящему здесь партнеру и выводку, должна быть значительно большей у массивных чаек, нежели у сравнительно миниатюрных крачек.

Этим в значительной степени определяется манера транспортировки корма охотником для членов его семейной группы. Чайки транспортируют крупную добычу (либо одновременно несколько жертв умеренной величины) в желудке, отрыгивая корм, когда он доставлен к гнезду. Большинство крачек при каждом очередном прилете к гнезду приносит единственный экземпляр жертвы, что позволяет транспортировать его в клюве.

Как и в любом правиле, здесь есть несколько исключений. Среди крачек лишь для двух видов рода *Sterna* (*S. fuscata*, *S. anaethetus*) и для глупых крачек *Anous* (периферический род с тремя видами, заметно уклоняющийся от генерального типа) описано кормление партнера и выводка отрыжкой (Cramp, 1985). Среди чаек только у вилохвостой чайки *Xema sabini* (представителя «аберрантного» монотипического рода) изредка наблюдается кормление самцом самки кормовым объектом, принесенным в клюве, – так называемое «прямое кормление» (Brown et al., 1967).

В последующих разделах статьи мы рассмотрим, каким образом перечисленные черты биологии и кормового поведения чаек и крачек обусловливают резкие различия в организации коммуникативного процесса и в структуре сигнальных средств в этих двух группах околоводных птиц.

Общие принципы организации коммуникативного процесса на ранних стадиях репродуктивного цикла у чаек и крачек

По типу социальной организации чайки и крачки сходны в том отношении, что для тех и других характерно гнездование в составе более или менее компактных группировок – колоний. В период, предшествующий формированию колонии, птицы пребывают в составе аморфных агрегаций, лишенных определенной структуры. Первоначально это стаи непостоянного состава, контингент которых постепенно становится более устойчивым по мере образования клубов, когда те устанавливают пространственную связь с местом локализации будущей колонии.

В период трансформации клуба в гнездовую колонию имеют место два параллельно идущих процесса с разными знаками. Это, во-первых, установление парных персональных связей между особями разного пола (формирование брачных пар) и, во-вторых, распределение складывающихся семейных альянсов в пределах заселяемого ими пространства колонии. В основе первого процесса лежат позитивные тенденции (преодоление антагонизма между индивидами разного пола с постепенной персонализаци-

ей их взаимоотношений), тогда как второй процесс базируется на возрастающем антагонизме между парами в их конкуренции из-за пространства.

Формирование пар. На стадии клуба и для чаек, и для крачек в равной степени характерно амбивалентное поведение особей: взаимный антагонизм, который обеспечивает каждому сохранение индивидуальных дистанций, находится в очевидном конфликте со стремлением большинства особей вступить в позитивный контакт с другими членами клуба. Задача осложняется отсутствием отчетливо выраженного полового диморфизма во внешнем облике особей как у чаек, так и у крачек. Поскольку, как будет показано ниже, сигнальное поведение, используемое на самых ранних стадиях формирования брачных пар, также по существу идентично у самца и самки, в клубах чаек и крачек высока доля мимолетных парных альянсов, состоящих из однополых особей. Таково следствие поиска полового партнера по способу проб и ошибок. Часть таких альянсов становятся со временем устойчивыми, что ведет к формированию гомосексуальных пар, доля которых в колониях многих видов чаек и крачек составляет в разные годы от 1 до 10% (Rhijn van, Groothuis, 1985, 1987; Kovach, Ryder, 1985).

Сопоставление поведения чаек и крачек при первых попытках приобретения полового партнера базируется здесь на данных по нашим модельным видам: чайке-хохотунье и речной крачке. Коммуникативное поведение этих видов в ходе интересующих нас взаимодействий сходно в том отношении, что и там и тут поведение обоих участников контакта по существу идентично в начальной его фазе. Различие состоит в том, что у хохотуньи амбивалентность мотиваций («половых» и агрессивных) выражена более сильно, что ведет к частым коротким вспышкам антагонизма между контактирующими особями (Панов и др., 1991*б*: 81). У речной крачки агрессивные мотивации подавлены, как кажется, в гораздо большей степени, в силу чего значительная часть контактов заканчивается садкой одного из участников взаимодействия на другого. Подобных «пробных» копуляций мы не наблюдали у хохотуний, где такого рода контакты возможны в норме лишь на более продвинутой фазе консолидации пары, когда садке должно предшествовать ритуальное кормление пассивного партнера активным (по другим видам чаек см. Tinbergen, 1958; Тинберген, 1974:107; Литвиненко, 1980; Rhijn van, Groothuis, 1987: 136; Панов, Зыкова, 2001).

Здесь коренится второе важное различие в «брачном» поведении чаек и крачек. У речной крачки (как и у других видов крачек) ритуальное кормление потенциального полового партнера сопровождает уже самые начальные этапы процесса формировании пар (Blanchard, Morris, 1998) в то время как у хохотуньи эта форма поведения проявляется лишь на более продвинутых стадиях консолидации пары (см. Панов и др., 1991*б*).

Эти различия вполне объяснимы: «прямое кормление» партнера и в поведенческом, и в физиологическом плане – действие несравненно более простое, чем достаточно длительный процесс отрыгивания корма из желудка, которое попросту неосуществимо в оперативном режиме. Возможно, именно поэтому у единственного вида чаек (*Xema sabini*), практикующего прямое кормление, оно наблюдается лишь в начальной фазе формирования пар (когда время, отведенное на взаимодействия, ограничено), но позже уступает место кормлению партнера отрыжкой (Brown et al., 1967). С другой стороны, у *Sterna anaethetus*, одного из немногих видов крачек, практикующих кормление партнера отрыжкой, самец, выполняющий брачные демонстрации, предварительно отрыгивает кусочек рыбы и носит его в клюве (Cramp, 1985).

Третье существенное различие между чайками и крачками в начальной стадии репродуктивного цикла состоит в следующем. У чаек ритуальное кормление функционирует в это время в основном в качестве элемента предсовокупительного поведения, тогда как у крачек оно служит важным инструментом в освоении птицами будущей

гнездовой территории. В грубой схеме это выглядит следующим образом. Самец, держа рыбку в клюве, совершает особый демонстративный полет над местом локализации клуба – часто в сопровождении одной либо нескольких крачек, реагирующих на рыбу как на приманку. Садясь в клубе рядом с потенциальной «партнершей» (которой, как мы видели, совсем не обязательно бывает самка), самец, не отдавая избраннице рыбу, увлекает ее за собой. Самец с рыбой в клюве выполняет роль лидера и приземляется вместе с преследующей его птицей на участке, подходящем для устройства гнезда.

Демонстративный полет самца с рыбой в клюве может, в принципе, сам по себе стать отправной точкой в формировании брачного альянса, если к самцу в воздухе присоединится самка, готовая к образованию пары. В этом случае сольный полет самца трансформируется в синхронизированный ритуальный полет с участием двух птиц, оканчивающийся их посадкой на будущую гнездовую территорию.

Воздушные демонстрации совершенно не свойственны чайкам (за исключением, может быть, малой чайки, *Larus minutus*). Поэтому у них освоение членами клуба гнездовых территорий в формирующейся колонии происходит принципиально иным образом, чем у крачек, – не с воздуха, а путем постепенного перемещения формирующихся пар из клуба по суше. Например, у хохотуньи те «пары», члены которых ведут себя уже достаточно согласованно, имеют тенденцию постепенно двигаться с пляжа, где локализован клуб, в более сухие места дальше от берега. В результате клуб приобретает нечто вроде амебоидного движения: в сторону будущей колонии распространяются вытягивающиеся и вновь сокращающиеся «псевдоподии». Они образованы парами, которые почти готовы приступить к выбору мест для гнезда, но систематически вновь возвращаются назад, влекомые высокой динамической плотностью птиц в клубе (Панов и др., 1991*б*).

Гнездостроение. И у чаек и у крачек освоение парой их гнездовой территории имеет центробежный характер. Сначала выбирается район будущего гнезда, где птицы приступают к выкапыванию ямок в грунте. На ограниченном участке таких зачаточных «гнезд» у каждой пары бывает несколько, и лишь одна из них становится в дальнейшем истинным гнездом. Так, местоположение границ территории определяется вторично, в ходе последующих взаимодействий членов пары с соседями по колонии.

На начальном этапе гнездостроения оно имеет очень много общего у чаек и крачек. В выкапывании ямок принимают участие оба партнера, однако у крачек эти действия осуществляются обоими членами пары более синхронно. Движения копания одного из них стимулируют аналогичные действия у другого, так что одновременно появляются две ямки, находящиеся одна от другой на расстоянии, сопоставимом с размерами самих птиц. Позже, когда выбрано окончательное место для гнезда, крачки в ходе одного тура углубления ямки копают грунт поочередно, сменяя друг друга. Иными словами, это поведение выглядит у крачек гораздо более стереотипным и согласованным, нежели у чаек. В этом отношении первые более напоминают ржанок, у которых смена партнеров у гнездовой ямки служит стереотипным ритуалом, предшествующим копуляции (Panov, 1997).

С куликами крачек роднит и то обстоятельство, что выстилка гнезда формируется за счет действий, именуемых в случае ржанок «бросанием камешков». Уходя от гнезда (на стадии выкапывания ямки либо в дальнейшем, при смене насиживающих партнеров), крачка подбирает мелкие предметы, лежащие неподалеку от гнезда и бросает их «через плечо» назад в ямку боковыми движениями клюва. Поведение это зачастую носит чисто ритуальный характер. Пестроносые крачки в ходе этих действий иногда берут клювом мелкие песчинки и бросают их назад (Cramp, 1985). «Гнездостроительные» движения нередко воспроизводятся уходящей от гнезда птицей на расстоянии нескольких метров от него (*Sterna hirundo*) Важно заметить, что этот тип гнездострое-

ния свойственен представителям далеко дивергировавших таксонов крачек (роды *Sterna*, *Thalasseus*, *Chlidonias*). У чаек такое поведение не описано: у них выстилка гнезда формируется из материала, приносимого птицами в клюве издалека.

Территориальность не носит жесткого характера ни у чаек, ни у крачек. Именно поэтому и у тех и у других плотность гнездовых колоний даже в пределах одного вида может изменяться от случая к случаю на порядки величин. В частности, у речной крачки территориальное поведение не является эффективным регулятором плотности поселения. При чрезмерном переуплотнении колонии дезорганизация вследствие регулярного клептопаразитизма может приводить к поголовному голоданию птенцов и к катастрофическому снижению репродуктивного успеха (Панов и др., 1985).

Вместе с тем создается впечатление, что у крачек репертуар сигналов, обслуживающих территориальное поведение, значительно более специализирован и дифференцирован, чем у чаек. У последних сигналы, традиционно трактуемые как выражение агрессии, при более строгом анализе оказываются в большинстве случае полифункциональными (Beer, 1975; Панов, 1992). Эти различия между чайками и крачками мы подробно обсудим ниже, при сопоставлении сигнальных средств, обслуживающих процессы коммуникации.

Моторные компоненты репертуара сигнальных средств

Демонстрации в воздухе совершенно не характерны для чаек, если брать эту группу птиц в целом, хотя особи всех видов могут от случая к случаю воспроизводить в полете так называемый «долгий крик» с редуцированным набором двигательных компонентов, свойственных этой моторно-акустической демонстрации. Стереотипные, ритуализованные формы парных межиндивидуальных взаимодействий в воздухе отсутствуют у подавляющего большинства видов чаек. Исключение составляет лишь малая чайка (и, в какой то степени, озерная *L. ridibundus*), у которых регулярно наблюдаемые погони и взаимные нападения в воздухе носят, по-видимому, преимущественно антагонистический характер (см., например, Veen, 1987).

В противоположность этому, для всех адекватно изученных видов крачек (по крайней мере у 14 голарктических представителей таксона) характерны высоко ритуализованные парные полеты, отвечающие, в общем, единой схеме. Суть ее в том, что один из участников («лидер»), несущий в клюве рыбу, перемещается в воздухе в сопровождении второй птицы («преследователя»), причем все действия партнеров высоко согласованы. Они синхронно изменяют характер полета (частоту и амплитуду взмахов крыльями, скорость и плоскость периодического планирования) и время от времени меняются ролями: на протяжении одного взаимодействия, которое может продолжаться до 5 мин., преследователь периодически опережает лидера, затем снова пропуская его вперед. Только лидер либо оба партнера издают специфический ритмичный звуковой сигнал (так называемый «рыбный крик» – см. ниже и рис. 5*а*), посылки которого строго синхронизированы с взмахами крыльев. Иногда в ходе совместного полета наблюдаются попытки перехвата рыбки преследователем либо добровольной ее передачи партнеру лидером.

В этой идеализированной схеме функция парного полета представляется самоочевидной в качестве механизма формирования пары и поддержания ее единства на стадии выбора гнездовой территории. Кажется естественным, что лидер, транспортирующий рыбу в клюве, – это всегда самец, а преследователь – самка, занятая поисками полового партнера. Наблюдения показывают, однако, что реально происходящее редко удается интерпретировать в строгом соответствии с описанной схемой. Прежде всего, транспортировка рыбы скоррелирована с «рыбным криком» далеко не всегда. На протяжении 3.5 ч наблюдений за речными крачками 19–20 апреля 1981 г. зафиксировано поведение

130 особей в полете. Из 128 тех, что летали с «рыбным криком», только 33 (25,8%) имели в клюве рыбу. Две птицы с рыбой летали молча. Было показано также, что самка, уже состоящая в паре, получив рыбу от своего самца, может взлетать с ней и перемещаться в воздухе, издавая «рыбный крик». Это наблюдение и многие другие (например, одновременное транспортирование рыбок самцом и самкой в парном полете) показывают, что лидирующей птицей, несущей рыбу, не всегда является самец.

Кроме того, к тандему, совершающему синхронный полет, очень часто присоединяются другие крачки, которые по ходу демонстрации могут занимать место первого преследователя, с явным намерением получить рыбу от лидера. Этим мы хотим под-

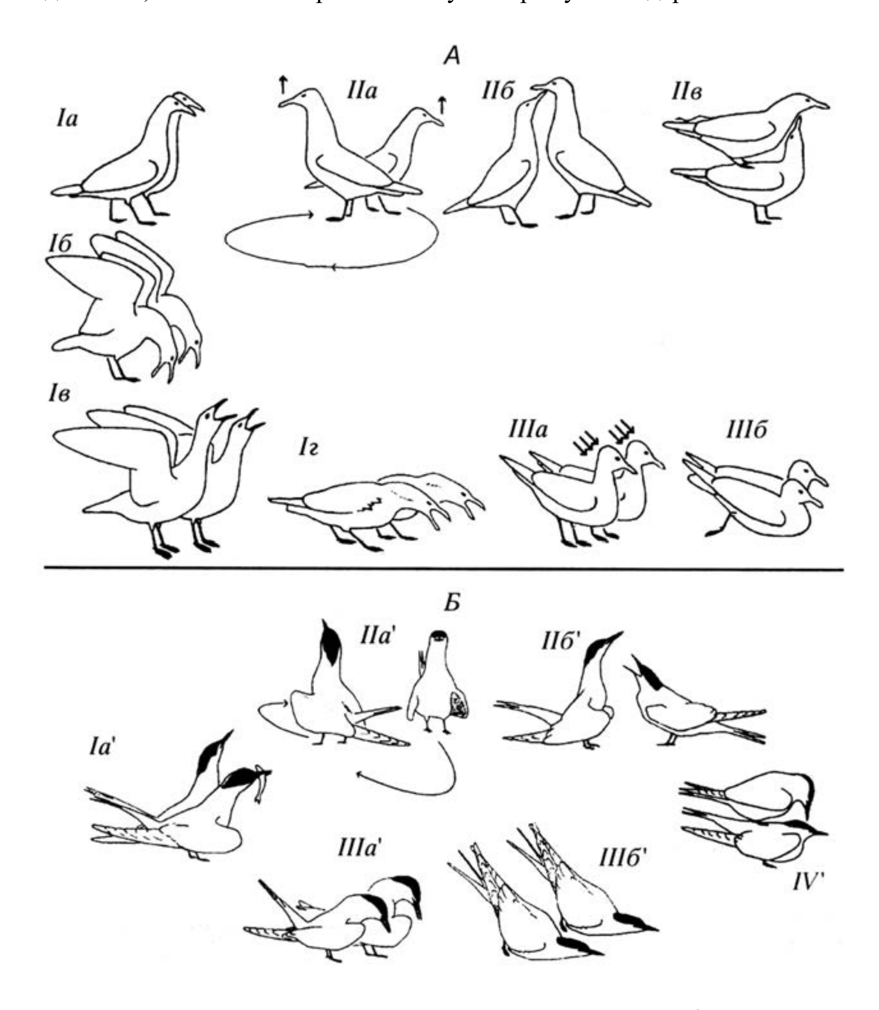


Рис. 1. Общая схема организации брачных взаимодействий на стадии формирования пар у чаек (*А*) и у крачек (*Б*) на примере хохотуньи, *Larus cachinnans,* и речной крачки, *Sterna hirundo. I* и *I'* – позы при первых встречах партнеров, *II* и *II'* – действия из ансамбля предкопуляционного поведения, *III* и *III'* – элементы комплекса гнездостроительного поведения. *Ia* – парный параллельный проход; *Iб–Iв* – демонстрация «долгий крик» (у других видов чаек он воспроизводится со сложенными крыльями); *Iг* – мяукающий крик; *IIa–IIб* – ритуальное кормление самки самцом; *IIв* – садка; *IIIa* – кашляние; *IIIб* – копание гнездовых ямок. *Ia'* – ритуальное приподнесение рыбки; *IIa* – парадирование; *IIб* – выпрашивание корма самкой; *IIIa'* – «поза морского конька»; *IIIб'*– копание гнездовых ямок; *IV* – садка.

черкнуть, что парные полеты представляют собой не только механизм формирования пар, но могут рассматриваться также как «легализованная» форма клептопаразитизма. Его широкое распространение у крачек, открыто переносящих добычу в клюве, вполне объяснимо. Иногда, в условиях чрезмерно высокой плотности гнездования клептопаразитизм оказывается фактором, резко снижающим репродуктивный успех колонии (Панов и др., 1985). Клептопаразитизм такого рода совершенно не свойственен чайкам.

Взаимодействия в воздухе входят у крачек также в систему территориального поведения (см. ниже), чего мы не находим у чаек.

Формирование и консолидация пары. Общая схема развития взаимоотношений партнеров в период формирования пары и на начальных стадиях ее консолидации имеет много общего у чаек и крачек (рис. 1). Согласно нашим представлениям (Панов и др., 1991*а*), у хохотуньи, как типичного представителя «настоящих» чаек, после установления персональных связей между самцом и самкой (*Iа – Iг* на рис. 1*А*) происходит параллельное прогрессирующее развитие двух функциональных комплексов поведения –собственно полового, ведущего к копуляции (*IIа – IIв*), и гнездостроительного (*IIIа – IIIб*).

Нечто очень похожее мы видим и у крачек, в частности, у речной. На рис. 1*Б* показано поведение при первых контактах партнеров (*Iа*’), а также фрагменты предсовокупительного поведения (*IIа’ – IIб’*) и действия, которые можно отнести к ансамблю гнездостроения (*IIIа’ – IIIб’*). Разумеется, и у чаек, и у крачек подразделение целостного поведения на три названные категории достаточно условно, и в реальном времени все изображенные здесь акции сочетаются мозаично (подробнее см. Панов и др. 1991*а*: 82).

В организации взаимодействий там и тут есть много общего. Для первых этапов формированиия пары характерны одинаковые позы обоих партнеров. И у чаек и у крачек наиболее характерная форма взаимодействий самца и самки при их первоначальных контактах – это, соответственно, параллельный проход (*Iа*) и так называемое «парадирование» (*IIа’*). В обоих случаях в ходе этих взаимодействий проявляются (рано или поздно) признаки полового диморфизма в позах партнеров. Если в начале контакта они выглядят совершенно одинаково, то к концу взаимодействия шея становится заметно короче у самки, причем у крачек она принимает характерную «сплющенную» позу (рис. 1 *Б*, *IIб* справа; см. также рис. *4д*).

Наряду с описанными чертами сходства в поведении чаек и крачек, налицо и очевидные различия. У первых копуляции, как правило, предшествует кормление самки самцом, у вторых копуляция в меньшей степени связана с предшествующей передачей корма самке. Так, только в двух случаях садки самца на самку из 54 зафиксированных нами самец держал в клюве рыбу. Эти различия в связях между копуляцией, с одной стороны, и ансамблями ритуального кормления и гнездостроения, с другой, отражено в расположении позиций *II* и *IV’* на рис. 1*А* и 1*Б*., соответственно.

Схемы ритуального кормления резко различаются у чаек и крачек. У первых самка ходит вокруг самца, резко вздергивая голову и сопровождая каждое такое движение тихим низкочастотным сигналом (рис. 1*А*, *IIа–IIб*; см. также рис. 6*а*). У речной крачки самка непрерывно издает ритмичные высокочастотные звуки, поджидая приближения самца с подачкой.

Еще более яркие различия мы находим при сравнении демонстраций, которые регулярно сопровождают встречу партнеров после длительного отсутствия одного из них. У чаек это «долгий крик» (рис. 1 *А*, *Iа–Iв*; рис. 8*а*), у крачек «поза морского конька» (рис. 1 *Б*, *IIIа’*; рис. 2*а*; см. также рис. 5*б*). Хотя в форме этих демонстраций есть определенное сходство, они, вероятно, не гомологичны друг другу, поскольку в сигнальном репертуаре крачек есть другая акция, более напоминающая долгий крик чаек (рис. 2*б*; см. также рис. 8*б*). У речной крачки она воспроизводится либо с поднятыми крыльями,

либо со сложенными (второй тип присутствует, по нашим данным, в репертуарах пестроносой и чайконосой крачек).

Наконец, знаменательно отсутствие в сигнальном репертуаре речной крачки и прочих видов этой группы демонстраций «мяукающего крика» (*Iг*) и «кашляния» (*IIIа*). Это обстоятельство наводит на мысль, что оба эти типа акций производны в эволюции от поведения, связанного с отрыгиванием корма.

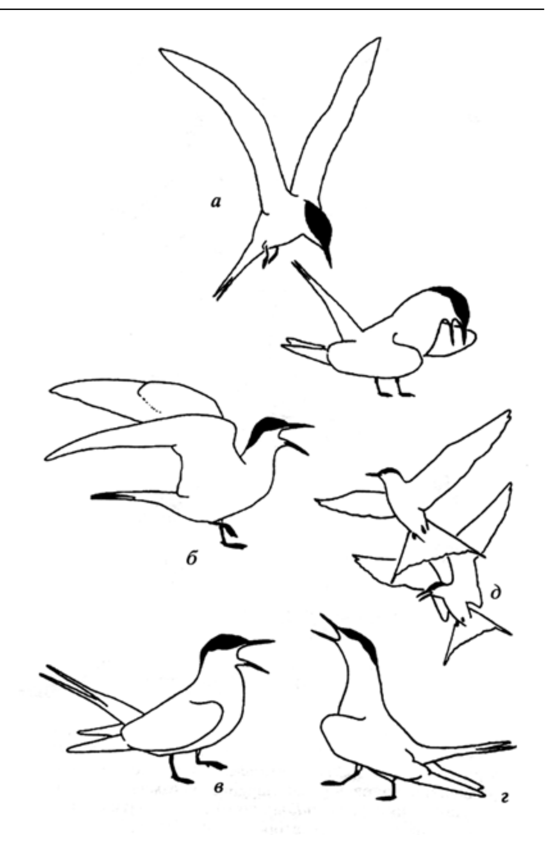


Рис. 2. Некоторые элементы сигнального репертуара речной крачки, *Sterna hirundo: а* – поза морского конька в ответ на приземление другой особи; *б* – долгий крик; *в* и *г* – позы при защите территории; *д* – агонистическое взаимодействие в воздухе (по фотографиям авторов).

«*Отворачивание головы*» *от партнера*. При сопоставлении сигнального поведения чаек и крачек особый интерес для этолога представляют реакции, трактуемые в терминах традиционной («классической») этологии как «умиротворяющее» поведение. Хорошо известный пример, трактуемый подобным образом – это так называемый «флажный отворот головы» у озерной чайки (Tinbergen, 1958; рис. 3*д*). В работе Бира (Beer, 1975) по смеющейся чайке, *Larus atricilla,* сделана попытка оценить количественно эффект двух поз с подобным с отворотом головы, при одной из которых затылок, обращенный к партнеру, выглядит черным, а во второй позе – белым. Автор приходит к заключению, что в первом случае демонстрация выражает враждебность и ведет к уходу контактирующих особей друг от друга, тогда как поза с показом белого затылка свидетельствует о «дружелюбных» тенденциях и характерна, таким образом, для контактов позитивной природы.

У крачек наблюдаются два варианта изменений положения головы во время парных контактов и взаимодействий. Первый из них – поворот ее вокруг горизонтальной оси в сторону, противоположную от партнера. За счет этого движения в поле видимости последнего оказывается белая щека демонстрирующей крачки, а ее черная шапочка второму участнику взаимодействия почти невидима (рис. 1 *Б*, *Iа'*; рис 3*а*–3*в*). Показательно, что такой поворот головы наблюдается при любых вариантах тесного сближения двух птиц – как посторонних друг другу, так и составляющих брачную пару. В последнем случае описанное положение головы мы видим, в частности, при парном проходе партнеров, непосредственно предшествующем копуляции, и сразу же после садки, когда самец соскакивает с самки. В этот момент оба партнера на мгновение синхронно «маскируют» этим движением свои черные шапочки.

Важно заметить, что у речной крачки такой поворот головы не привязан к какой-либо конкретной позе, в отличие от того, что мы видим у чаек с их демонстрацией «head-flagging». У крачек это движение может сопровождать все без исключения варианты поз

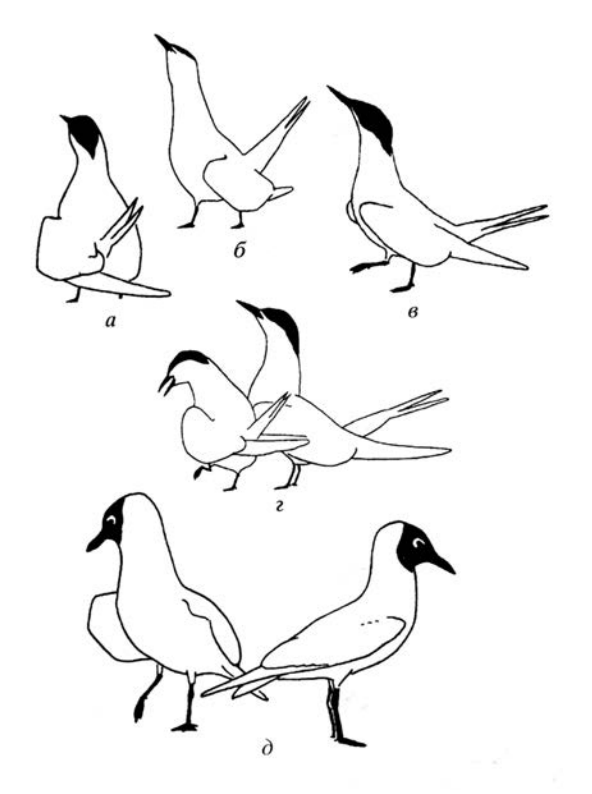


Рис. 3. Маскировка черной шапочки путем отклонения головы от партнера (*а–в*) и ее отворачивания (*г*) у речной крачки, *Sterna hirundo,* и синхронные отворачивания головы (head flagging) у самца и самки озерной чайки, *Larus ridibundus* (*д*): *г* – попытка садки (*а–г* – по фотографиям авторов, *д* – по: Tinbergen, 1958).

(например, «вертикальную» и «позу морского конька»). Наблюдается оно и при сближении птиц в воздухе во время парного полета. Иными словами, здесь перед нами некий инвариантный стандартный акт, неизменно и автоматически приходящий в действие в ответ на любое чрезмерное сокращение индивидуальной дистанции.

Создается впечатление, что в данном случае речь идет не об «умиротворяющем» поведении, функцией которого традиционно считают «блокирование агрессии» со стороны оппонента, а попросту о защитной реакции рефлекторного типа, позволяющей особи избежать удара клюва в темя. Наблюдения показывают, что черная шапочка действительно играет роль своеобразной мишени, стимулирущей не спровоцированную агрессию. Об этом свидетельствует, в частности, тот факт, что многие садки сопровождаются клевками самца в голову самки, подчас достаточно интенсивными. Такое поведение подчас наблюдается и в моменты, предшествующие садке, а также непосредственно после ее окончания, то есть в тот отрезок времени, когда самка уже готова к спариванию и, стало быть, перестает оперативно контролировать действия самца.

Второй тип отворачивания головы от партнера у крачек более напоминает «флажный отворот», характерный для ряда видов чаек. У речной крачки это однократное движение (рис. 3*г***,** слева), которое удается видеть сравнительно редко. Та же реакция описана для черной крачки, *Chlidonias niger* (Cramp, 1985). У чайконосой крачки вместо однократного поворота клюва в сторону от партнера мы наблюдаем серию быстро следующих друг за другом поворотов головы вправо и влево. Такое поведение почти неизменно привязано к ситуациям, во многом аналогичным тем, при которых речные крачки «маскируют» черную шапочку боковым вращением головы. Интересно, что эта последняя акция иногда наблюдается и у чайконосой крачки при параллельных парных проходах. У пестроносой крачки «качание» головой в горизонтальной плоскости приурочено к контактам антагонистического характера и служит, вероятно, признаком агрессивных мотиваций.

Территориальное поведение. Истинная территориальность, строго говоря, не свойственна ни чайкам, ни крачкам, особенно если речь идет об облигатно колониальных видах (таких, например, как черноголовый хохотун и пестроносая крачка). Однако у факультативно колониальных видов крачек территориальное поведение бывает выра-

жено достаточно ярко. Например, пара чеграв, *Hydroprogne caspia*, может оккупировать целый небольшой островок и активно препятствовать проникновению сюда прочих особей того же вида. Территориальное поведение отчетливо выражено и у речных крачек при низкой плотности популяции. В этой ситуации изолированно гнездящиеся пары защищают не только гнездовую, но и кормовую территорию. В последнем случае особи своего вида неизменно подвергаются нападению в воздухе, то есть территория здесь трехмерна, а не двумерна, как гнездовые участки у большинства видов чаек.

Так или иначе, у крачек репертуар агрессивных сигналов, обслуживающих территориальное поведение, оказывается более специализированным и дифференцированным, чем у чаек. Особенно это справедливо в отношении вокальных компонентов сигнализации. У чаек отсутствуют узко специализированные акустические сигналы, сопровождающие акции агрессии, тогда как у крачек в лексиконе каждого вида присутствуют как минимум два класса сигналов с подобной функцией.

Для речных крачек характерна совместная защита территории обоими членами пары. Такое поведение наблюдается в тот период, когда число пар, занявших гнездовые участки в колонии, еще невелико, так что каждая из них отстаивает право на обладание значительным пространством отмели. Поведение владельцев участка при появлении конкурентов выглядит следующим образом: самец и самка шагом, а затем бегом устремляются к нарушителям границы, издавая широко раскрытыми клювами ритмичный хриплый крик (рис. 7*а*). По мере продвижения вперед поза, изображенная на рис. 2*в* постепенно переходит в более экстравагантную (рис. 2*г*)**.** До драки в таких ситуациях конфликт доходит редко, чаще угроза действует вполне эффективно, и пришелец улетает.

Для речных крачек и для ряда других видов (*Sterna albifrons*, *S. anaethetus*, *Chlidonias hybrida*) характерны также агонистические контакты в воздухе (рис. 2*д*), что хорошо объяснимо, принимая во внимание трехмерный характер гнездовой территории. В ходе такого

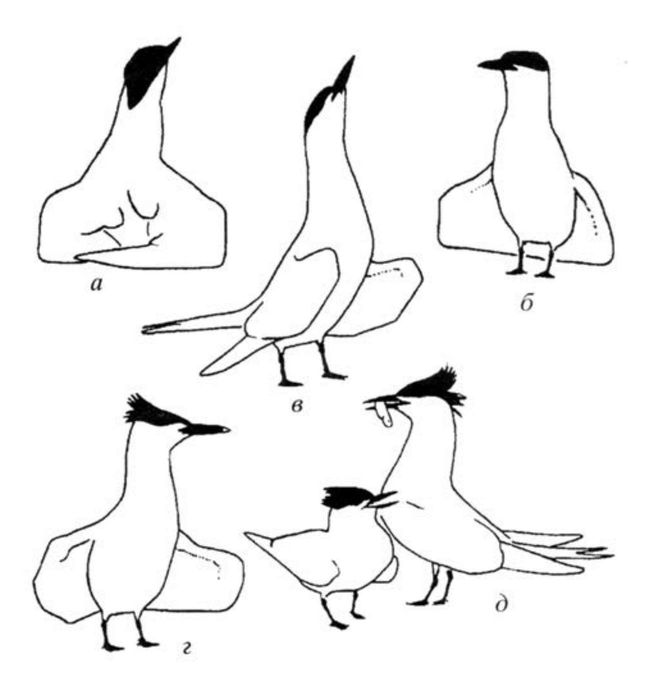


Рис. 4. Сходство базовых демонстративных поз у представителей трех родов крачек: речной *Sterna hirundo* (*а, б*), чайконосой *Gelochelidon nilotica* (*в*) и пестроносой *Thalasseus sandvicensis* (*г, д*): *д* – предкопуляционное поведение самца (справа) и самки (слева). По фотографиям авторов.

взаимодействия, начинающегося обычно невысоко над гнездовым участком одной из конфликтующих особей, противники могут подниматься на десятки метров ввысь. У речной крачки подобные стычки сопровождаются особым вокальным сигналом, представленным серией резких щелкающих звуков (рис. 7*б*). Сигналы, гомологичные этому и выполняющие те же функции угрозы, присутствуют в лексиконах всех видов крачек, поведение которых описано с достаточной полнотой. У облигатно колониальной пестроносой крачки *Thalasseus sandvicensis* эти сигналы создают сплошной звуковой фон в колонии, поскольку десятки, а то и сотни птиц, сидящих на гнездах плотной массой, непрерывно угрожают друг другу, широко раскрыв клювы и издавая «агрессивное потрескивание».

В заключение этого раздела еще раз подчеркнем несомненное сходство в моторике демонстративного поведения разных видов крачек, относящихся даже к существенно дивергировавшим таксонам родового ранга (рис. 4).

Акустические компоненты репертуара сигнальных средств

Видовые репертуары акустических сигналов у чаек и крачек сходны в том отношении, что в обоих случаях перед нами континуум, составляющие которого переходят один в другой за счет плавного изменения трех основных параметров: 1) характеристик доминантной частоты; 2) длительности звуковых посылок внутри их серий и 3) длительности пауз между посылками (подробнее см. Панов, 1989: 54–56; Панов и др., 1991*б*). Этой схеме в наибольшей степени отвечает вокализация крачек, которую во времени представляет собой, по существу, чередование гомотипических серий сигналов, которые в большинстве случаев отличаются лишь по частотным характеристикам слагающих их элементов. Подтверждением этому могут служить сонограммы, приведенные на рис. 5*а*–5*в*, 6*б* и 7*а*.

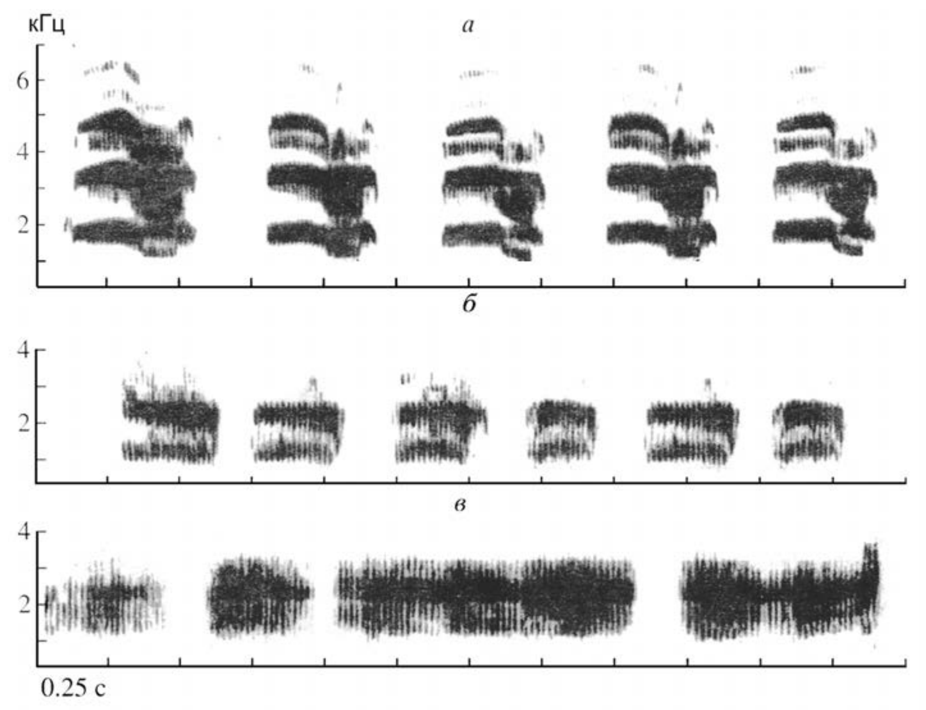


Рис. 5. Элементы из акустического репертуара речной крачки, *Sterna hirundo*: *а* – «рыбный крик», *б* – «ворчание» в позе морского конька, *в* – «урчание» при копании гнездовых ямок.

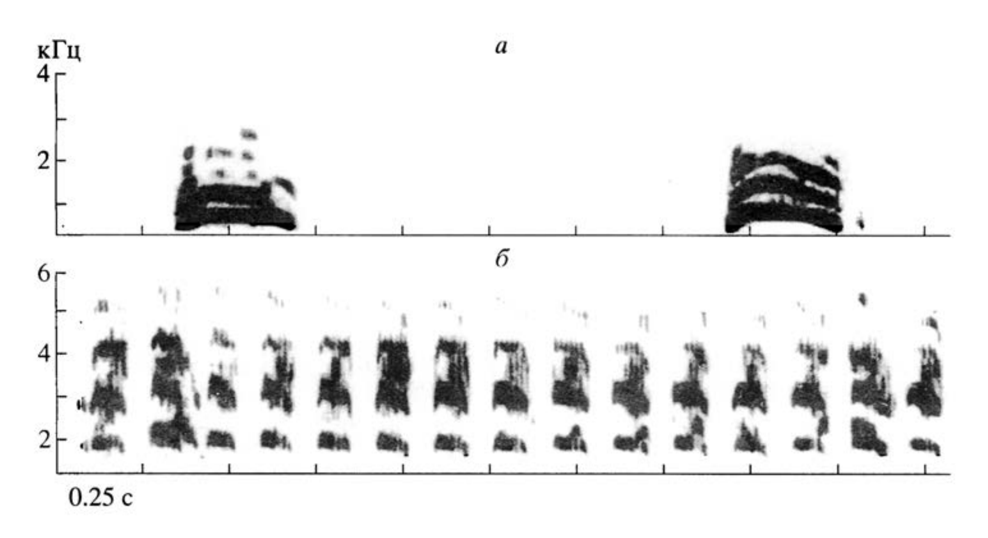


Рис. 6. Вокализация самки при выпрашивании корма: *а* – хохотунья *Larus cachinnans*; *б* – речная крачка *Sterna hirundo.*

В этом смысле вокализация крачек во многом сходна с таковой куликов, акустические сигналы которых построены в основном на монотонном повторении единообразных звуковых посылок. У крачек гетеротипические последовательности звуков приурочены лишь к фазам очень быстрого перехода от вокализации одного типа (например, «рыбный крик») к сигналу с иной функциональной нагрузкой (например, урчание в «позе морского конька»). Как можно видеть из сравнения сигналов названных типов (позиции *а* и *б*, соответственно, на рис. 5) такой переход осуществляется за счет утраты вторым типом сигналов верхних гармоник, характерных для «рыбного крика».

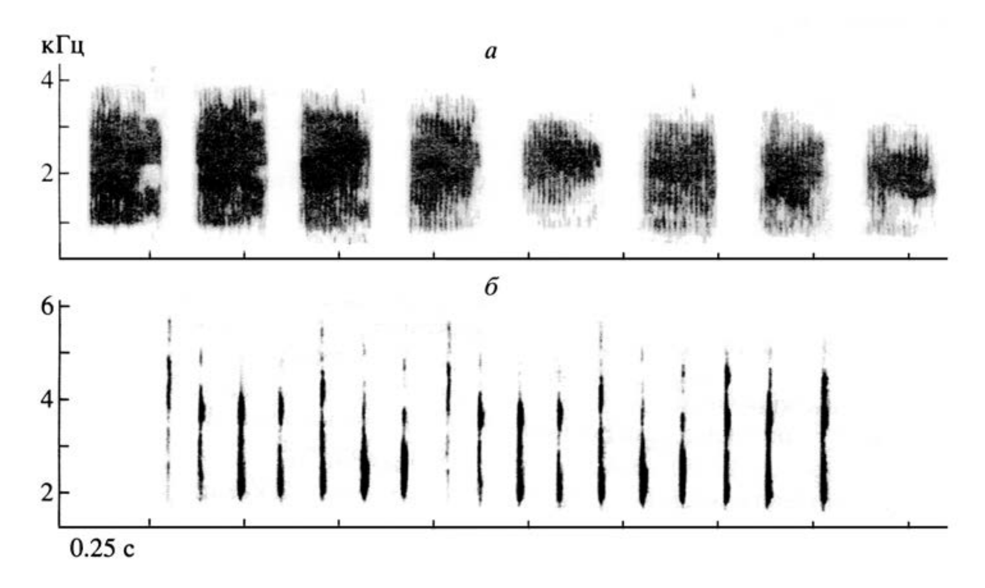


Рис. 7. Вокализация «долгий крик» у хохотуньи *Larus cachinnans* (*а*) и у речной крачки *Sterna hirundo* (*б*); *в* – звуковой сигнал второго вида, сопровождающий ориентировочную реакцию.

Вокальные репертуары чаек отличаются несколько более сложным уровнем организации, поскольку для них характерно присутствие стереотипных гетеротипических последовательностей звуков, каковыми являются вокальные компоненты демонстрации «долгий крик». Это различие между чайками и крачками показано на рис.7. Здесь в позиции *а* дана сонограмма «долгого крика» хохотуньи, состоящего как минимум из двух типов звуков, постепенно переходящих один в другой. То, что мы считаем «долгим криком» у речной крачки (руководствуясь сходством поз при воспроизведении этого сигнала у данного вида, и, скажем, у озерной чайки и длиннохвостого поморника *Stercorarius longicaudatus*), представляет собой, по существу, удлиненный вариант повседневной вокализации, которая сопровождает ориентировочную реакцию особи (чаще всего, в ответ на появление потенциального хищника). В этом легко убедиться, сравнив сонограммы в позициях *б* и *в* на рис. 7.

Одно из частных, но весьма показательных различий в системах вокализации чаек и крачек иллюстрирует рис. 6, где приведены сонограммы сигналов «выпрашивания корма» самками. Характер вокализации хорошо соответствует разным стилям ритуального кормления в этих двух подразделениях класса птиц. Самки чаек выпрашивают корм у самца, лишь находясь вплотную к нему, и никогда не делают этого на расстоянии. Соответственно, сигнал выпрашивания характеризуется низкими несущими частотами, что вообще характерно для передачи информации на короткие дистанции. В сигнале выпрашивания у крачек, основная энергия, напротив, сосредоточена в более высоких зонах частотного спектра. Кроме того, интенсивность следования посылок во много раз выше, чем в соответствующем сигнале чаек: до 6 посылок в 1 *с* против одной посылки примерно раз в 2 *с*.

Для американского подвида малой крачки, *Sterna albifrons antillarum*, достоверно установлено, что некоторые самки занимают будущую гнездовую территорию до формирования пары и пребывают здесь, непрерывно издавая сигнал выпрашивания с целью привлечь внимание холостых самцов, готовых передать корм потенциальной партнерше (Cramp, 1985). Нечто подобное мы наблюдали и у речных крачек. Незадолго до

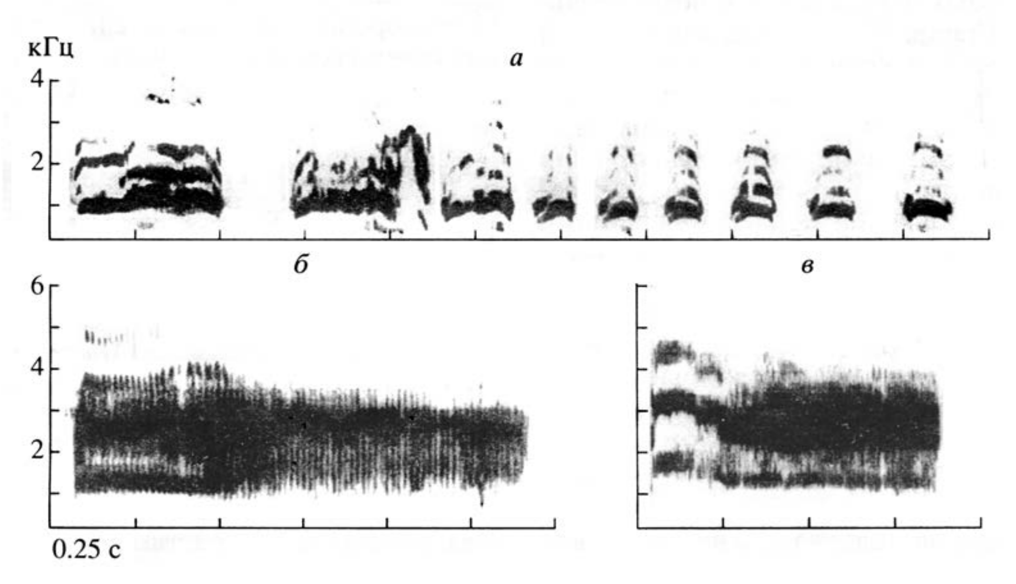


Рис. 8. Два типа сигналов агрессии у речной крачки: при территориальных конфликтах на земле (а) и при столкновениях в воздухе (*б*).

откладки яиц самки последнего вида вообще переставали охотиться сами, полагаясь на самца, доставлявшего им корм. Такие самки издают крик выпрашивания почти непрерывно целыми часами, реагируя не только на пролетающих мимо птиц своего вида, но даже на пестроносых крачек. Имея в виду все это, понятна колоссальная избыточность такого рода вокализации. Высокая частота следования посылок вкупе с их высокочастотным характером делает эти нескончаемые серии однотипных звуков типичным дистантным сигналом, принципиально отличным от соответствующих контактных позывок чаек, несущих сходную функциональную нагрузку.

Заканчивая этот раздел, укажем на отсутствие специализированных звуковых сигналов агрессии у чаек, чем они отличаются от крачек, в видовых репертуаре которых есть как минимум один сигнал такого типа, а у речной крачки – по меньшей мере два (рис. 8).

Заключение

Сопоставление систем коммуникации на уровне крупных таксонов ранга семейства и выше – это практически не затронутая исследованиями область сравнительной этологии (Panov, 1997). Причины такого положения дел очевидны. Одна из главных задач сравнительной этологии состоит в выявлении путей эволюционного преобразования «морфологии поведения». Методы здесь, в принципе, те же, что и в сравнительной анатомии, именно, выявление гомологичных структур и прослеживание их постепенных преобразований в рядах форм разной степени филогенетического родства.

Чем дальше отстоят в системе сравниваемые таксоны, тем менее надежны наши суждения о гомологии тех или иных структур. Это обстоятельство, вполне очевидное для исследователей, работающих в области сравнительной анатомии и морфологии, в еще большей степени затрудняет работу в сфере сравнительной этологии. Здесь практически нет способов установить хотя бы с минимальной достоверностью, является ли структурное сходство в тех или иных формах поведения (движения, позы, звуки) результатом частичных преобразований некой единой исходной структуры.

Очевидно, нет смысла даже обсуждать вопрос, гомологичны ли комплексы движений при демонстрации «долгий крик» у чаек и в «позе морского конька» у крачек. Оба типа демонстраций имеют в качестве общего элемента резкий изгиб шеи книзу с наклоном клюва к земле. Однако такой наклон отсутствует в «долгом крике» некоторых видов чаек и поморников, что в какой-то мере противоречит гипотезе о единстве происхождения сравниваемых поз у чаек и крачек, если брать обе группы в целом. Очевидно, в данном случае речь вообще может идти лишь о так называемой «гомоплазии», возникновение которой реально на почве конвергенций и параллелизмов, а не о гомологии в строгом смысле слова (подробнее см. Hodos, 1974).

Как показывает проведенное исследование, этологические сопоставления на материале крупных таксонов могут оказаться полезными в ином плане. Во-первых, удается показать, каким образом кардинальные особенности морфологии и экологии данного таксона могут оказывать модифицирующее влияние на структуру свойственного ему типа коммуникативной системы. Во-вторых, пользуясь контрастами, выявленными в ходе сравнительных исследований такого рода, удается строить правдоподобные гипотезы о происхождении тех или иных компонентов коммуникативного поведения в том или ином из сравниваемых таксонов. Так, вполне вероятно, что у чаек, отрыгивающих корм половому партнеру и птенцам, демонстрации «мяукающий крик» и «кашляние», отсутствующие у крачек, производны в эволюции от названных компонентов трофического поведения. Анализ реакции «отворачивания головы» у крачек дает основание полагать, что и у них, и у чаек это скорее самоохранительное, чем «умиротворяющее»

поведение. Противопоставляя самоохранительное поведение умиротворяющему, мы имеем в виду следующее различие. Акты, относящиеся к первой из этих двух категорий, есть не более чем оперативная «рефлекторная» реакция на потенциальную опасность, исходящую от партнера по взаимодействию (т.е. это модификационная форма поведения). Тогда как под умиротворяющем поведением принято понимать комплекс генетически запрограммированных «ритуализованных» сигналов, призванных блокировать агрессию со стороны оппонента.

Глубина различий в коммуникативных системах чаек и крачек говорит о значительной филогенетической дистанции между ними и позволяет рассматривать эти группы в качестве полноценных семейств. Вопреки мнению Юдина (1965) о том, что крачки – это специализированная группа, ответвившаяся от ствола чаек, можно предположить, что и те и другие независимо произошли от генерализованных куликов-ржанок. Об этом свидетельствует ряд черт поведения крачек: широкое использование ими воздушных демонстраций, особенности вокализации и манера гнездостроения. Своеобразие последней делает маловероятной ее конвергентное происхождение у куликов и крачек. Более правдоподобным кажется предположение, что способы гнездостроения унаследованы крачками от куликов либо от общего предка этих двух подразделений отряда ржанкообразных.

Литература

Белопольский Л.О., Шунтов В.П. 1980. Птицы морей и океанов. М.: Наука. 185 с.

Зубакин В.А. 1988. С. 7-10 в: Подотряд Чайковые. Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука.

Литвиненко Н.М. 1980. Чернохвостая чайка. М.: Наука. 144 с.

Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.

Панов Е.Н. 1992. Сигнальное поведение тихоокеанской чайки, *Larus schistisagus,*и ее положение в группе больших белоголовых чаек. Зоол. журн. 71(12): 99-116.

Панов Е.Н., Гаузер М.Е., Зыкова Л.Ю. 1985. Катастрофическое воздействие переуплотнения на популяцию речной крачки. С. 118-120 в: Теоретические аспекты колониальности у птиц. М.: Наука.

Панов Е.Н., Грабовский В.И., Зыкова Л.Ю. 1991*а*. Биология гнездования, поведение и таксономия хохотуньи, *Larus cachinnans.* 2. Сигнальное поведение и коммуникация в период гнездования. Зоол. журн. 70(1): 76-90.

Панов Е.Н., Грабовский В.И., Зыкова Л.Ю. 1991*б*. Биология гнезования, поведение и таксономия хохотуньи, *Larus cachinnans.* 3. Видоспецифичность коммуникативных сигналов. Зоол. журн. 70(3): 73-89.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1981. Поведение хохотуньи (*Larus argentatus cachinnans*) на поздних стадиях репродуктивного цикла. Зоол. журн. 60(11): 1658-1669.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю.*,* 1981. 2001. Сигнальное поведение и коммуникация у черноголового хохотуна, *Larus ichthyaetus* (Aves, Lari), как показатели его положения внутри подсемейства Larinae. Зоол. журн. 80(7): 839-855.

Тинберген Н. 1974. Мир серебристой чайки. М.: Мир. 243 с.

Юдин К.А. 1965. Филогения и классификация ржанкообразных. В кн. Фауна СССР. Птицы 2(1.4.1). 261 с.

Beer C.G. 1975. Multiple functions and gull display. Pp. 16-54 in: Function and evolution in behaviour. Oxford: Claredon Press.

Blanchard L., Morris R.D. 1998. Another look at courtship feeding and copulation behavior in the Common Tern. Colonial Waterbirds 21(2): 251-255.

Brown R.G., Blurton Jones N.G. Hussel D.J.T., 1967. The breeding behaviour of Sabine’s Gull, *Xema sabini.* Behaviour 28(1-2): 110-140.

Cramp S. (ed.) 1985. The birds of the Western Palearctic 4. Terns to woodpeckers. Oxford: Oxford Univ. Press. 960 p.

Cramp S., Simmons K.E.L. (eds.) 1983. The birds of the Western Palearctic 3. Waders to gulls. Oxford: Oxford Univ. Press. 913 p.

Hodos W. 1974. The comparative study of brain-behavior relationships. Pp. 15-25 in: Birds, brain and behavior. N.Y., San Francisco, Lnd.: Academic Press.

Kovach KM., Ryder J.P. 1985. Morphology and physiology of female-female pair members. Auk 102(4): 874-878.

Panov E.N. 1997. Bird comparative ethology. Phys. Gen. Biol. Rev. 12: 1-64.

Rhijn J. van, Groothuis T. 1985. Biparental care and basis of alternative associations among gulls, with special reference to black-headed gull, *Larus ridibundus.* Ardea 73: 159-174.

Rhijn J. van, Groothuis T. 1987. On the mechanism of mate selection in black-headed gull. Behaviour 100(1-4): 134-169.

Tinbergen N. 1958. Curious naturalist. Lnd.: Country Life Limited. 280 p.

Veen J. 1987. Ambivalence in the structure of display vocalization of gulls and terns: new evidence in favour of Tinbergen's conflict hypothesis? Behaviour 100(1-4): 33-49.

26. О степени стереотипности полового поведения у двух видов пустельг – *Cerchneis tinnunculus* и *C. naumanni* [1]

В исследованиях коммуникации животных одна из главных проблем состоит в оценке степени специфичности сигнальных средств. Речь идет о том, насколько тесно соответствие: 1) между данным сигналом и определенной биологической ситуацией и 2) между сигналом, транслируемым особью-отправителем, и поведенческим ответом на этот сигнал с стороны особи-приемника. В традиционной этологии было принято считать оба эти типа соответствий достаточно однозначными, а сигнал, следовательно, вполне специфичными. Эта точка зрения нашла отражение в имеющих широкое хождение классификациях сигналов, которые подразделяются на агрессивные, территориальные, умиротворяющие, брачные и т.д. В рассматриваемой системе взглядов каждому сигналу приписывается определенное «значение». Отсюда следует естественный вывод, что каждый сигнал одной особи влечет за собой более или мене определенный ответ со стороны партнера или оппонента, и что процесс коммуникации в целом имеет определенное сходство с диалоговым типом общения у человека.

В последние годы эта позиция начинает вызывать все больше сомнений. Во-первых, в ряде случаев удалось показать, что один и тот же сигнал может использоваться во многих типах ситуаций, совершенно различных по биологической сущности, например, в агрессивных и брачных взаимодействиях (см., например, Beer, 1975). Во-вторых, немало данных свидетельствуют о том, что ответом на каждый данный сигнал могут быть совершенно разные формы поведения, почти непредсказуемые наблюдателем. Серьезному сомнению подвергается и представление о «диалоговом» типе коммуникации. В частности, Слейтер (Slater, 1973), ссылаясь на ряд работ по коммуникации у рыб и птиц, склоняется к мнению, что в ходе двустороннего взаимодействия характер чередования актов в поведении каждого коммуниканта в большей степени определяется внутренними стимулами (физиология, влияние предыдущего поведения той же особи и др.), нежели внешними воздействиями со стороны другого коммуниканта. В этом случае последовательность действий каждого коммуниканта может в принципе представлять собой достаточно стереотипную секвенцию, тогда как взаимодействие в целом должно быть весьма далеким от всякой стереотипности. Не исключено, однако, что и последовательность актов в поведении каждого из коммуникантов сильно отличается от традиционной схемы стереотипных моторных координации, развертывающихся во времени по типу «цепной реакции».

Очень удобная модель для изучения этих вопросов (основополагающих для понимания сущности коммуникации у животных) – это взаимодействия, предшествующие копуляции. Вполне очевидно, что именно в этом типе взаимодействий мы должны ожидать наиболее высокой согласованности в поведении самца и самки. Иными словами, здесь мы можем судить о том, какова минимальная степень стереотипности и предсказуемости поведения, необходимая и достаточная для осуществления важнейшей биологической функции размножения.

Дневные хищные птицы представляют собой весьма благодатный объект для такого рода исследований, поскольку в репродуктивный период каждая пара осуществляет очень большое количество копуляций. Это обстоятельство обеспечивает возможность получения большого однородного материала, позволяющего оценить размах допустимой изменчивости предкопуляционного поведения вида. В 1976 и 1977 гг. мы получили некоторые данные по предкопуляционному поведению обыкновенной и степной пус-

[1] Г.Н. Костина, Е.Н. Панов. Зоол. ж. 1979 58(9): 1380-1390.

тельг, *Cerchneis tinnunculus* (L.) и *C. nautanni* (Fleisch.), обитающих в смешанных поселениях в южной части Бадхызского заповедника.

Исследования проведены в период с 26 марта по 8 мая 1976 г. и с 2 апреля по 13 мая 1977 г. Под постоянным наблюдением в 1976 г. были 5 пар обыкновенных пустельг и одна пара степных, а в 1977 г. – 11 и 2 пар соответственно. Данные 1976 г. использованы в основном для качественного описания поведения; количественные характеристики базируются преимущественно на материалах 1977 г., полученных за 130 ч стационарных наблюдений. Всего зарегистрировано 112 взаимодействий, закончившихся копуляциями. Все наблюдения наговаривали на диктофон с параллельной регистрацией акустических сигналов, классификацию которых производили на основе анализа наших фонограмм, обработанных на анализаторе Sona Graph 7029 A фирмы Kay Electric (Панов, 1978).

Репертуар поведенческих реакций при взаимодействиях, связанных с копуляцией

Ниже мы приводим перечень поведенческих актов, которые наблюдали в преддверии копуляции у пустельг обоих видов. Последовательности, состоящие из этих же актов, нередко приводят к взаимодействиям, которые в схеме сходны с предкопуляционными, но лишены своего конечного звена – собственно копуляции. Приводимая здесь классификация носит иерархический характер. Мы даем также сквозную нумерацию моторных актов, на основе которой составлены матрицы переходов между последовательными актами. Поскольку поведение самцов и самок у пустельг имеет много общего, приводим единый перечень актов для особей обоих полов.

I. Прилет на свой участок: *А* – с кормом 1
Б – без корма 2
II. Полет к гнезду: *А* – демонстративный *а* – с кормом 3
Б – не демонстративный *а* – с кормом 4
б – без корма 5
III. Полет к партнеру: *А* – не демонстративный *а* – с кормом 6
б – без корма 7
IV. Полет круговой над поселением или в пределах участка:
А – не демонстративный *а* – с кормом 8
б – без корма 9
V. Удаление из сферы взаимодействия или из поселения 10
VI. Посадка: *А*– около гнезда *а* – с кормом 11
б – без корма 12
Б – на расстоянии от партнера *а* – с кормом 13
б – без корма 14
В – около партнера вплотную *а* – с кормом 15
б – без корма 16
Г – посадка с копуляцией 17
VII. Отсутствие демонстраций в течение 2 мин 18
VIII. Наклонная поза: *А* – с переступанием или хождением
а – с кормом 19
б – без корма 20
Б – без переступания (или хождения)
а – с кормом 21
б – без корма 22

IX. Манипуляции с кормом: *а* – попытка отобрать корм 23
б – передача корма 24
в – поедание корма 25
г – перекладывание корма 26
д – прятание корма 27
е – удаление от кормового объекта 28
X. Чистка оперения 29
XI. Насиживание, «смещенное» насиживание 30
XII. Копуляция 31

Подробное описание моторных демонстративных актов (полет, наклонная поза, переступание и т.д.) см. в работе: Панов, 1978. Что касается акустических сигналов пустельг, то их выделено пять типов (там же), четыре из которых были отмечены в анализируемых последовательностях поведения. Это сигналы № 1 («звонкий клич»), № 2 («цикание»), № 3 («верещание») у *C. tinnunculus* и, соответственно, № 1-3 и № 5 («скрежетание») у С. *naumanni.*

Говоря в целом о репертуаре сигнальных средств (оптических и акустических), используемых в предкопуляционных взаимодействиях (табл. 1), следует подчеркнуть, во-первых, его широкую изменчивость и, во-вторых, тенденцию к обеднению репертуара по ходу репродуктивного цикла. Репертуар сигналов, используемых особями одной и той же пары на протяжении одного дня, может сильно варьировать от взаимодействия к взаимодействию, так что некоторые из них насыщены различными демонстративными (моторными и акустическими) элементами, а другие практически лишены их (рис. 1). Соотношение между этими двумя крайними типами взаимодействий постепенно изменяется во времени: в начале репродуктивного цикла наблюдаются и те и другие, с явным преобладанием взаимодействий с богатым репертуаром, тогда как в период насиживания последние почти полностью уступают место взаимодействиям обедненного типа.

Из расчетов степени стереотипности секвенций поведения вокальные сигналы были исключены. Это не должно существенно повлиять на результаты, которые будут описаны в следующем разделе. Дело в том, что сигналы №1 у самца и №3 у самки *C. tinnunculus,* №5 у самца и №3 у самки *C. naumanni* неизменно сопровождают копуляцию и в этом смысле являются полностью избыточными. С другой стороны, сигнал №3 у самок *C. tinnunculus* очень редко отмечали до и после копуляции. Он не был сколько-нибудь определенно связан с теми или иными моторными актами. То же самое можно сказать в отношении сигналов №2 и особенно №3 у самца *C. tinnunculus.* У С. *naumanni* картина еще более расплывчата за счет постоянного употребления птицами обоего пола сигналов четырех типов (табл. 1). Таким образом, включение акустических сигналов в расчеты степени стереотипности поведения могло бы, вероятно, только несколько снизить, но никак не повысить оценку степени организованности секвенций.

Говоря о том, что сигнал №3 у самок С. *tinnunculus* редко отмечали до и после копуляции, мы имеем в виду лишь данные 1977 г., использованные нами для расчетов. В 1976 г. картина была иная: для самок была весьма характерна интенсивная вокализация с использованием сигнала №3 как в периоды, непосредственно предшествующие копуляции, так и по окончании коитуса, после отлета самца. Самки, сидящие на уступах скальной стены, начинали дружно издавать этот сигнал при появлении над колонией любого летящего самца, а иногда и летящей самки.

Эти различия в поведении самок в одни и те же сроки (первая половина апреля) на протяжении 2 лет могут быть связаны с различиями в погодных условиях. В 1976 г. весна была холодной и дождливой, что привело к развитию богатой травянистой расти-

Таблица 1. Число встреч разных типов акустических сигналов одновременно с различными моторными реакциями в предкопулятивных взаимодействиях *C. tinnunculus* (А) и *C. naumanni* (Б)

Моторные реакции	Сигналы						
	№ 1		№ 2	№ 2а*	№ 3		№ 5
	А	Б	А	Б	А	Б	Б
	♂♂ : ♀♀	♂♂ : ♀♀	♂♂ : ♀♀	♂♂ : ♀♀	♂♂ : ♀♀	♂♂ : ♀♀	♂♂ : ♀♀
№ 1					15:0		1:0
2							
3							
4		2:0	1:0		11:0	3:1	3:1
5		3:0			5:0	1:3	2:1
6					5:0		
7					4:0	2:0	1:0
8			1:0		7:0		
9		6:0			2:0	0:2	0:1
10					4:1		
11		3:0	6:0	2:0	9:0	6:1	3:1
12		5:2	7:0	1:1	8:0	9:4	5:4
13			9:1		57:1	2:0	
14		2:1	2:6		30:0	4:1	2:1
15			2:0		4:0	1:0	
16		1:0	0:1		0:1		1:0
17	16**:0						9**:0
18		3:3	0:1	0:1	6:2	9:9	4:4
19		1:0	2:0		1:0	2:0	1:0
20			3:0		2:0	0:1	2:0
21		1:0	23:0		7:0	2:0	1:0
22		0:1	25:1		0:0	4:5	2:3
23							
24							
25		1:0	1:3	0:3	4:0	0:2	0:2
26	1	6:0			4:0	4:0	
27					3:0		
28			1:0		2:0		
29		4:0		2:1	7:1	4:7	4:6
30		2:1	4:0			7:0	
31	52**:0				0:68**	0:28**	19**:0
Всего	68:0	40:8	87:13	5:6	206:76	60:64	60:24

* Сигнал № 2а (тихое «чеканье») не описан ранее; не исключено, что это сильно измененный гомолог сигнала № 2 у *C. tinnunculus*.

** Акустический сигнал неизменно сопровождает данную моторную реакцию.

тельности. Повышенную социальную активность самок в эту весну можно объяснить запаздыванием и растянутостью начальных стадий репродуктивного цикла и (или) трудностями в добывании корма (мышевидных грызунов). Поскольку кормление самок самцами, видимо, входит в систему взаимной сексуальной стимуляции и нередко предшествует копуляции, на этой почве возможна интерференция сексуальной и пищевой мотивации. Возможно, что редкость кормлений самок самцами до начала насиживания в

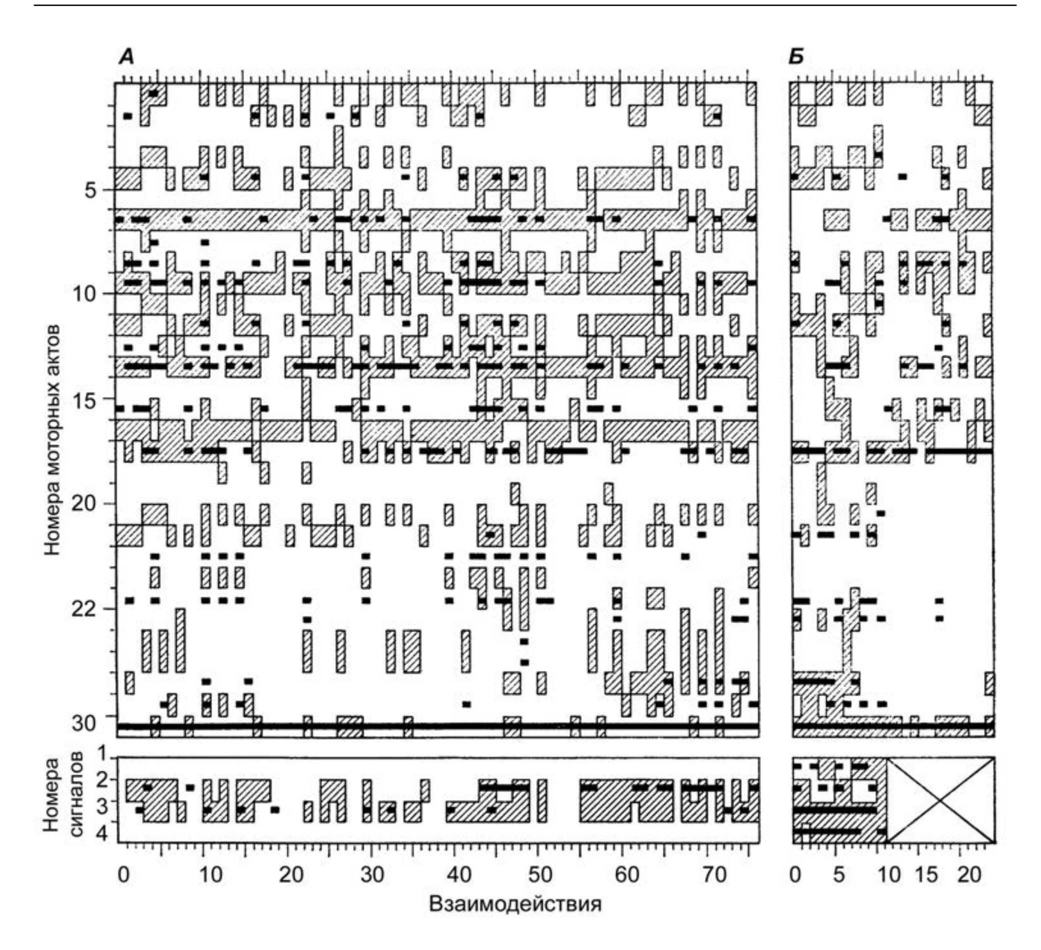


Рис. l. Изменчивость использования поведенческих актов в предкопуляционных взаимодействиях у *Cerchneis tinnunculus* (*А*) и *C. naumanni* (*Б*): черные прямоугольники – действия самок, пунктир – действия самцов; для части взаимодействий у C. *naumanni* не удалось зарегистрировать все акустические сигналы, и данные по акустике не приведены (крест в правом нижнем углу).

1976 г. была одной из причин высокой акустической активности самок, которая могла быть направлена на «выпрашивание» корма у самцов. В сухую раннюю весну 1977 г. травостой практически отсутствовал, и мышевидные грызуны в этих условиях должны были быть гораздо более доступными для пустельг. Действительно, самцы постоянно кормили самок до начала насиживания: в течение 3–5 *ч* наблюдений в это время каждая самка получала 1-2 полевки весом около 20 г (при суточной потребности в мясной пище порядка 50 г – Дементьев, 1951). Нередко самки по несколько часов отказывались принимать от самцов приносимый ими корм. В этих условиях акустическая активность самок была несравненно более низкой, чем в соответствующие сроки в 1976 г.

Стереотипность последовательностей моторных реакций в половом поведении обыкновенной пустельги

Используя перечень моторных реакций, приведенный в предыдущем параграфе, мы анализировали повторяемость сочетаний, состоящих из разного числа последова-

тельных действий (одиночные акты, сочетания из 2, 3 и т.д. – до 9 последовательных актов). Мы рассматривали, во-первых, секвенции поведения самцов (без учета ответных реакций самок) и, во-вторых, последовательности, в которых действия самцов чередовались во времени с действиями самок (т.е. последовательности, рассматриваемые как взаимодействие двух партнеров разного пола). В таких взаимодействиях мы не обязательно наблюдаем какое-либо действие одного партнера в ответ на каждое данное действие другого; возможны и такие случаи, когда, например, регистрируемая активная реакция самки наступает после целой серии действий самца, состоящей из 2, 3 и т.д. – до 29 актов. Нередко самка не производит никаких регистрируемых действий до самого акта копуляции.

Применение двух вариантов анализа дало сходные результаты. В обоих случаях оказалось, что высокая повторяемость характерна только для одиночных действий и для сочетаний из пар последовательных действий. С увеличением длины сочетаний (числа последовательных актов, входящих в сочетания) происходит очень резкое снижение повторяемости последних (табл. 2). Так, при анализе секвенций поведения самца оказалось, что среди парных сочетаний максимальное числа встреч одного и того же сочетания равно 65 (из общего числа парных сочетаний, равного 713). В то же время максимальное число повторных встреч для сочетаний из 5 актов равно 5 (из общего числа 344), а для 6 актов – 3 (из 258). Следует заметить, что упомянутая пара действий, повторившаяся максимальное число раз (65), есть не что иное как последовательность актов 7–17, т.е. «недемонстративный полет к самке без корма – посадка с копуляцией». Это значит, что достаточно определенным является лишь действие самца, непосредственно предшествующее копуляции. Здесь можно было бы говорить о каком-то стереотипе, если бы действие самца, непосредственно предшествующее спариванию, не являлось почти единственно возможным. В действительности, здесь у *C. tinnunculus* отмечено всего три варианта: полет самца к самке – копуляция слету; посадка самца около самки – копуляция; посадка самки около самца – копуляция. Эти варианты встречаются в нашем материале в соотношении 65 : 11 : 8.

Если мы увеличим длину рассматриваемого сочетания всего лишь на одно действие (т.е. два действия, предшествующие копуляции, плюс сама копуляция), то даже максимально повторяющаяся комбинация составит всего 31% от общего числа тройных сочетаний, завершающихся спариванием. Таким образом, уже на уровне сочетаний из трех элементов нельзя говорить о «стереотипности» секвенций в классическом понимании. Из рис. 2 видно, что для комбинаций более чем из двух последовательных действий повторяемость в целом низка. При увеличении числа действий внутри сочетания свыше трех повторяемость комбинаций резко падает. Например, при анализе поведения самцов среди сочетаний из семи последовательных действий 190 отмечены по одному разу и лишь три – по два. Среди 119 сочетаний из 9 последовательных действий только одно было отмечено дважды.

Очевидно, что при таком положении вещей мы не можем дать достаточно сжатое и в то же время содержательное описание поведения самцов (или взаимодействий самцов с самками) путем перечисления всех

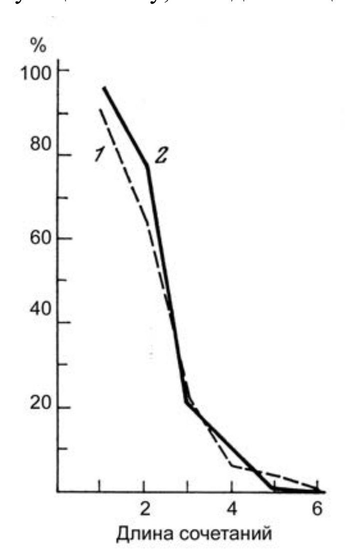


Рис. 2. Уменьшение доли сочетаний, отмеченных 5 раз и более, по мере увеличения их длины (в % от общего числа сочетаний данной длины): 1 – действия самцов, 2 – взаимодействия партнеров.

Таблица 2. Повторяемость сочетаний последовательных моторных актов в предкопулятивных взаимодействиях *Cerchneis tinnunculus* (пояснения в тексте)

	Действия самцов									Взаимодействия партнеров								
Число встреч сочетаний данной длины	*n*=1	*n*=2	*n*=3	*n*=4	*n*=5	*n*=6	*n*=7	*n*=8	*n*=9	*n*=1	*n*=2	*n*=3	*n*=4	*n*=5	*n*=6	*n*=7	*n*=8	*n*=9
1	1	48	184	227	252	235	190	149	117	5	163	470	670	793	842	774	718	677
2		19	55	46	33	10	3	2	1	1	49	144	84	61	11	10	10	6
3	2	12	23	16	7	1				2	26	41	27	14	3	2		
4		6	10	5						2	12	18	10	2	3	1		
5		6	10	3	1						11	14	5	6	1			
6		2	4	3							6	7	3	1				
7		3	3	2						1	5	6	2					
8	2	6	4							2	11	4	1					
9	1	4	2							2	7	3						
10	1	2								3	3	1	1					
11		1								1	5	1						
12		2									3							
13		2									3	1						
14	1									1	1							
15	1	1								1	2							
16	2									2		1						
17	4									4								
18		2									2							
...**																		
143	1									1								
Всего сочетаний данной длины	1009	713	648	434	344	258	196	153	119	1453	1222	1156	1034	1001	890	804	738	689

* *n* – длина сочетаний (в числе последовательных актов).

** Кроме того, число встреч некоторых моторных актов в действиях самцов составляло: 22, 25, 25, 29, 31, 39, 42, 47, 61, 63, 68, 76, 82 и 85; число встреч некоторых парных сочетаний – 21, 22, 30, 34, 36, 54 и 65. Число встреч некоторых моторных актов во взаимодействиях партнеров составляло: 19, 20, 21, 21, 22, 25, 25, 29, 30, 31, 33, 33, 34, 39, 42, 47, 61, 63, 67, 68, 76, 82 и 85, а число встреч некоторых парных сочетаний – 21, 22, 26, 30, 34, 36, 54 и 65.

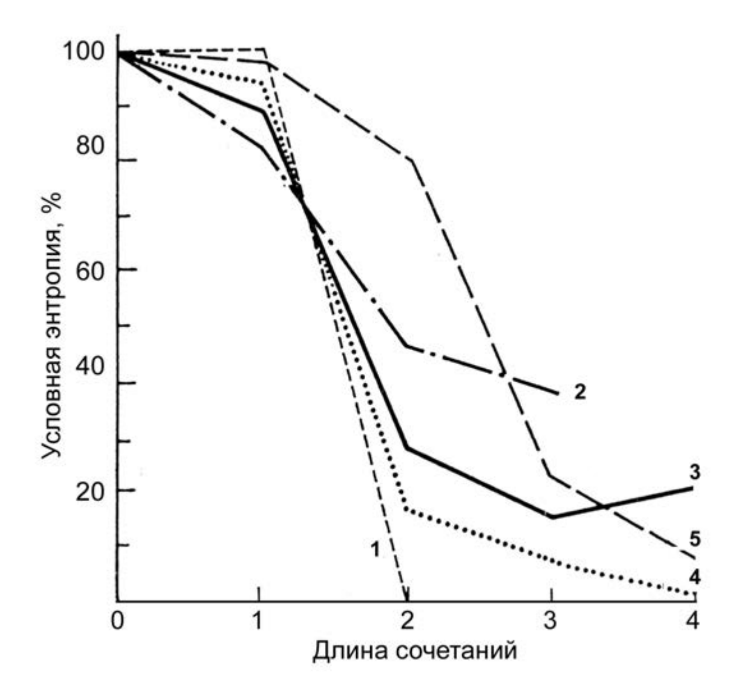


Рис. 3. Графики условной энтропии ($H_{A/B} - H_0$) для абсолютно детерминированной марковской цепи первого порядка (1), для секвенций взаимодействия самцов и самок C. *tinnunculus* (2), для секвенций поведения самцов того же вида (3), для последовательностей песен *Luscinia megarhynchos* (4) и *Sturnella neglecta* (5): пояснения в тексте.

возможных последовательностей действий. Более продуктивный (и, вероятно, единственно возможный) путь состоит в том, чтобы оценить общий характер организованности анализируемых секвенций поведения. Это можно сделать на основе использования простейших методов теории информации (Chatfield, Lemon, 1970; Dingle, 1973).

Используя эти методы, мы можем получить представление о степени предсказуемости какого-либо действия особи, если известны одно, два, три и т.д. действий, ему предшествующих. Пользуясь методикой расчетов, подробно описанной в нашей предыдущей работе (Панов и др., 1978), мы строим график неопределенности (энтропии) события внутри секвенции на основе знания неопределенности предшествующих ему событий (рис. 3). Характер этих кривых (как в случае анализа секвенций поведения самцов, так и при анализе взаимодействий самцов с самками) показывает, что достаточно высоко предсказуемым является только второе действие внутри секвенции. Иными словами, в обоих случаях мы имеем дело с марковскими цепями первого порядка.

Что касается степени этой предсказуемости, то ее можно содержательно оценить лишь сравнительным методом. На рис. 3, наряду с кривыми, полученными в этой работе, нанесены еще три, которые позволяют провести полезные сопоставления. Одна из этих кривых описывает поведение абсолютно детерминированной системы, работающей как марковская цепь первого порядка. Чем ближе к ней расположены другие кривые, тем более жестко организованы описываемые ими процессы. Другая кривая отражает степень организации последовательностей песен южного соловья *Luscinia megarhynchos* (Панов и др., 1978). Мы видим, что среди изученных нами реальных последовательностей наибольшей организованностью отличается последовательность пе-

сен соловья, а наименьшей – секвенции взаимодействий между самцами и самками обыкновенной пустельги. Секвенции поведения самцов пустельги занимают по этому признаку промежуточное положение. В отличие от только что названных секвенций, имеющих характер марковских цепей первого порядка (максимален перепад значений между H_1 и H_2), последовательность песен трупиала *Sturnella neglecta* (Falls, Kjebs, 1974) организована по типу марковской цепи второго порядка (максимален перепад значений между H_2 и H_3).

Некоторые различия в социальном поведении обыкновенной и степной пустельг

При общем сходстве в репродуктивном поведении *C. tinnunculus* и *C. nautanni* у второго из этих видов можно обнаружить некоторые отличия в уровне двигательной активности во время предкопуляционных взаимодействий, в частоте и продолжительности копуляций, а также в степени привязанности членов пары к гнездовой нише как к центру сосредоточения социо-сексуальных контактов. Кроме того, эти виды обладают явными различиями не только в структуре акустических сигналов (см. Панов, 1978), но и в степени выраженности полового диморфизма в акустическом поведении.

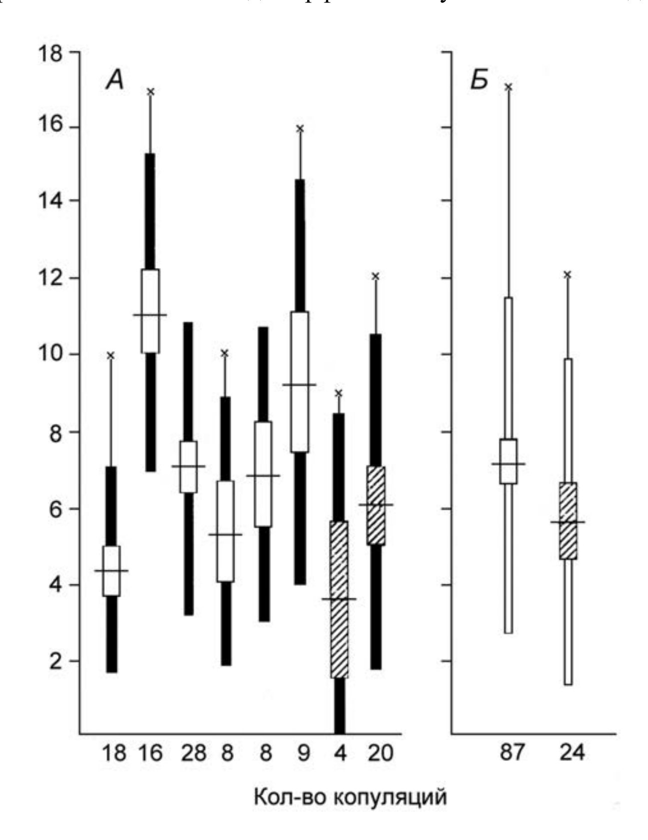


Рис. 4. Длительность копуляций у шести пар C. *tinnunculus* (1-6) и двух пар (7, 8) C. *nautanni* (*А*) и средняя длительность копуляций для каждого вида (*Б*): I – *C. tinnunculus,* II – *C. nautanni;* приведены средние, стандартная ошибка, средние квадратичные отклонения и абсолютные максимальные значения.

Примерно в половине случаев копуляциям у *C. naumanni* предшествует период длительной инактивности партнеров (продолжительностью до 1 *ч* и более), когда самец и самка сидят на расстоянии 0.5 м друг от друга, время от времени обмениваясь акустическими сигналами. Столь тесное сближение партнеров наблюдается у *C. tinnunculus* лишь ненадолго при спаривании, при передаче корма и при смене на гнезде. Для *C. naumanni* нехарактерны и копуляции слету: у одной пары за 27 *ч* наблюдений только 9 из 24 копуляций относились к этому типу.

Члены пары *C. naumanni* часто подолгу сидят друг подле друга и копулируют на сухих ветвях деревьев, которые нередко значительно удалены от гнездовой ниши. У одной из наблюдавшихся нами пар этого вида 20 из 24 копуляций произошли на одном и том же дереве, удаленном от гнезда этой пары на 80–100 м. Особи *C. tinnunculus* также могут спариваться на деревьях, но такое поведение для них нетипично, поскольку большинство копуляций приурочено к окрестностям тех ниш, одна из которых впоследствии будет использоваться в качестве укрытия для гнезда. Напротив, передача корма от самца к самке у *C. naumanni,* в отличие от *C. tinnunculus,* была приурочена в основном к функционирующему (или будущему) гнездовому убежищу. У одной из пар *C. naumanni* только в одном случае из шестнадцати самец передал корм самке не внутри гнездовой ниши, а за ее пределами.

Средняя длительность копуляций и средняя продолжительность пауз между копуляциями могут заметно отличаться у разных пар и того и другого вида (рис. 4, 5). Однако, если усреднить все имеющиеся у нас данные по каждому из этих видов, то намечаются межвидовые различия по обоим этим параметрам. Средняя длительность копуляций составляет 7.1 ± 0.5 с (n = 87) у *C. tinnunculus* и 5.6 ± 0.9 с (n = 24) у *C. naumanni* (t = 1.46, p <0.14). Что касается различия в длине пауз между копуляциями, то у *C. tinnunculus* короткие паузы составляют значительно больший процент от общего их числа, чем у *C. naumanni.* Из этого следует, что у *C. tinnunculus* копуляции гораздо чаще объединяются в компактные серии (рис. 5).

Помимо нарушений в гомологии основных акустических сигналов (Панов, 1978), наблюдаются явные различия в частоте использования несомненных (или предполагаемых) гомологов особями разных видов, если сравнивать абсолютные количества разных акустических сигналов, использовавшихся в предкопуляционных взаимодействиях, но без учета вокализации, непосредственно сопровождающей коитус (табл. 3).

Мы видим, что половой диморфизм в акустическом поведении гораздо более выражен у *C. tinnunculus,* чем у C. *naumanni,* а акустическая активность самок у второго вида намного выше.

Описанные в последнем разделе различия в социо-сексуальном поведении пустельг свидетельствуют, что определенные черты этого поведения видоспецифичны и уникальны для каждого вида. В традиционной этологии именно это свойство уникальности видового поведения неявно трактовалось в качестве показателя его «стереотип-

Таблица 3. Использование акустических сигналов в предкопуляционных взаимодействиях *C. tinnunculus* (20 взаимодействий) и *C. naumanni* (15)

Номера сигналов	*C. tinnunculus*		*C. naumanni*	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
1	0	0	97	21
2	608	73	-	-
2а	-	-	48	17
3	861	49	377	646
5	-	-	132	124
Всего	1469	122	654	808

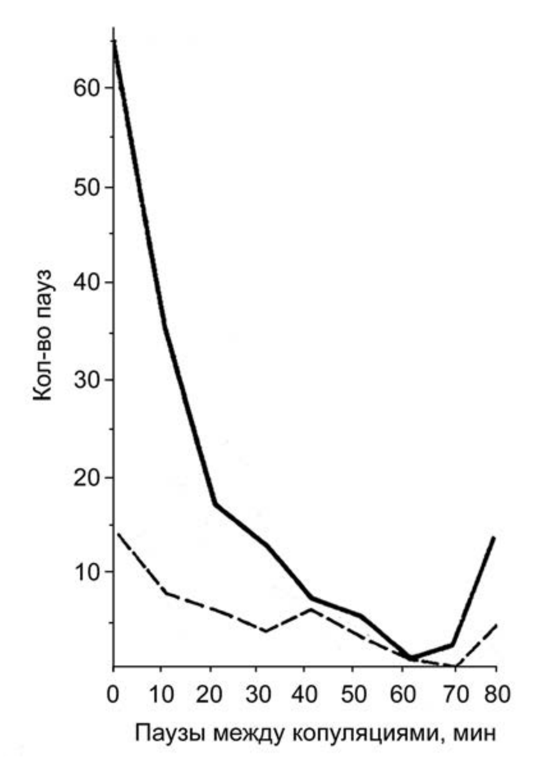


Рис. 5. Распределение длин пауз в минутах между копуляциями: 1 – C. *tinnunculus* (150 пауз), 2 – C. *naumanni* (46 пауз).

ности». Это нашло отражение в концепции «фиксированных моторных паттернов», генетически обусловленных у всех особей данного вида и проявляющихся в постоянной форме в определенных биологических ситуациях. Эта точка зрения недавно была подвергнута весьма обоснованному сомнению в интересной статье Шлейдта (Schleidt, 1974).

Оказывается, что даже в случае известного постоянства (стереотипности) в проявлениях отдельных моторных и акустических реакций, характер их временной связи друг с другом (т.е. порядок следования этих реакций внутри длинных секвенций поведения) может быть весьма мало упорядочен и подчас трудно предсказуем. Здесь уже трудно говорить о существовании какого-либо жесткого стереотипа. Мы видели, что изученные взаимодействия крайне изменчивы по общей длительности, набору слагающих их актов и порядку их следования, степени активности партнеров и т.д. Вариабельность состава обнаруживается уже при описании на самом грубом уровне, когда в качестве единиц поведения мы берем такие крупные и заведомо изменчивые внутри себя блоки поведения, как «принос корма», «еда», «чистка», «приближение к партнеру» и др. У обоих изученных видов ни одно из действий или демонстраций не является характерным только для предкопуляционных взаимодействий и ни одно не служит обязательным их звеном. Практически все те действия, которые предшествовали спариванию, самец может проделать и после копуляции, перед тем как улететь на охоту. Как и во многих других типах взаимодействий (образование пары, кормление самки, смена на гнезде, реакция на вселяющуюся особь), набор действий самца не является ситуационно специфичным.

Литература

Дементьев Г.П. 1951. Отряд хищные птицы. С. 147-157 в: Птицы Советского Союза 1 (ред. Г.П. Дементьев, Н.А. Гладков). М.: Советская наука

Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 303 с.

Панов Е.Н., Костина Г.Н., Галиченко М.В. 1978. Организация песни у южного соловья (*Luscinia megarhynchos* Brehm). Зоол. журн. 57(4): 569-581.

Beer C.G. 1975. Multiple function and gull displays. Pp. 16-54 in: «Function and evolution of behaviour» (ed. G. Baerends, C. Beer, A. Manning). Oxford: Clarendon Press.

Chatfield C., Lemon R.E. 1970. Analyzing sequences of behavioural events. J. Theor. Biol. 29: 427-455.

Dingle H. 1973. Aggressive behavior in stomatopods and use of information theory in the analysis of animal communication. Pp. 126-156 in: Behavior of marine animals 1 (ed. H.E. Winn). N.Y.: B. Olla.

Falls B.I., Kjebs J. R. 1974. Sequence of song in repertoires of western meadowlarks *(Sturnella neglecta)*. Canad. J. Zool. 53(8): 1165-1178.

Schleidt W.M. 1974. How «fixed» is the fixed action pattern? Z. Tierpsychol. 36: 184-211.

Slater J.C. 1973. Describing sequences of behavior. Pp. 131-153 in: Perspectives in ethology (eds P.P.G. Bateson, P.H. Klopfer). N.Y.-Lnd.: Plenum Press.

27. Сравнительная этология лебедей (*Cygnus*, Anseriformes) мировой фауны. Сообщение 1. Моторные компоненты поведения[1]

Внутри обширного отряда Гусеобразных лебеди выглядят на первый взгляд весьма компактной группой, что дает основание большинству систематиков рассматривать все шесть видов мировой фауны в составе единого рода *Cygnus*. При этом, однако, неоднократно указывали на то обстоятельство, что между отдельными представителями группы имеются существенные морфобиологические различия. Так, Джонсгард (Johnsgard, 1965) выделяет в ней два подрода (*Cygnus* s. str. и *Olor*). Важно подчеркнуть, что эти два подразделения явно неравноценны по таксономической структуре. Подрод *Cygnus* включает в себя три резко дифференцированных вида, автохтонные ареалы которых существенно разнесены в пространстве. Это черношейный лебедь *C. melanocoryphus* (Южная Америка), черный лебедь *C. atratus* (Австралия) и шипун *C. olor* (южная половина Евразии)(рис. 1*Б*). Степень морфобиологических различий между этими видами такова, что первые два вида некоторые исследователи выделяли в монотипические роды (*Sthenelides melanocoryphus*; *Chenopsis atratus* – см. напр. Hoyo et al., 1992).

Второй подрод (*Olor*) также объединяет три вида, которые, в отличие от вышеназванных, имеют гораздо более тесные генеалогические связи. Тундровый (или малый) лебедь *C. columbianus*, имеющий кругополярный ареал, на севере Евразии местами симпатричен с лебедем кликуном *C. cygnus*. В Северной Америке не исключено локальное совместное обитание тундрового лебедя с лебедем трубачом *C. buccinator* (рис. 1*А*). Такой характер распространения свидетельствует о том, что процесс географического видообразования закончился в этой группе сравнительно недавно. И действительно, степень морфобиологической дифференциации этих трех форм значительно ниже той, которая обнаруживается при сопоставлении лебедей черношейного, черного и шипуна. Отсюда тенденция таксономистов понижать статус кликуна, трубача и тундрового лебедя до подвидового. Например, с точки зрения Джонсгарда (Johnsgard, 1965) первые два из них представляют собой не более чем географические расы единого вида *C. cygnus.*

Таким образом, степень филогенетической близости между разными видами лебедей варьирует в очень широком диапазоне. На одном его полюсе мы находим сравнительно молодые виды, дивергировавшие, вероятно, на протяжении плейстоцена (Курочкин, 1985). Другой полюс представлен древними видами, характер распространения и высокая степень дифференциации которых позволяет предполагать их полифилетическое происхождение (*C. melanocoryphus*, с одной стороны, и два других представителя подрода *Cygnus*, с другой).

Подобная гетерогенность группы наводит на мысль, что статус ее может быть значительно выше родового. В частности, Бутурлин (1935) рассматривает лебедей в ранге подсемейства Cygninae (точка зрения, принятая в настоящей работе). Более того, по словам этого автора, лебеди больше отличаются от всех прочих таксонов гусеобразных, чем те между собой. Поэтому, продолжает Бутурлин, «…в сущности *без большой натяжки их можно было бы выделить в особое семейство* (курсив наш)». Уточнить таксономический статус этой группы может помочь применение современного сравнительно-этологического анализа (в дополнение к данным морфологии, палеонтологии и молекулярной систематики). Помимо этой задачи в данной работе будет сделана попытка проследить ход эволюции сигнального поведения лебедей.

---

[1] Е.Н. Панов, Е.Ю. Павлова. Зоол. журн. 2007 86(5): 600-619.

Водоплавающие птицы семейства Утиных были излюбленным объектом основателей классической этологии (см. напр. Heinroth, 1911; Lorenz, 1941, 1951–1953). Их исследования определили устойчивый интерес зоологов к этой группе и задали методы описания и трактовки поведения на многие годы вперед. Описания поведения лебедей можно найти в крупных сводках по птицам (Cramp, 1980), в обобщающих классических трудах (Jonsgard, 1965; Scott and Wildfowl Trust, 1972), а также в статьях, посвященных отдельным видам (Evans, 1977; Limpert, Earnst, 1994). Во всех этих работах поведение представлено в виде перечня демонстраций, поз и звуков, которым придается вполне конкретное функциональное значение (агрессивное, половое и т.д.).

Необходимость отказа от такого подхода была провозглашена еще в 70-х годах прошлого века, но в области сравнительной этологии новые подходы применяются пока лишь немногими исследователями. На смену традиционному описанию сегодня должно придти исследование целостных систем видоспецифического поведения. Мы полагаем, что потребность в новых методах инвентаризации репертуаров сигнального поведения и классификации их элементов диктует необходимость выработки принципиально новых взглядов на структуру индивидуального поведения. Традиционное резкое его

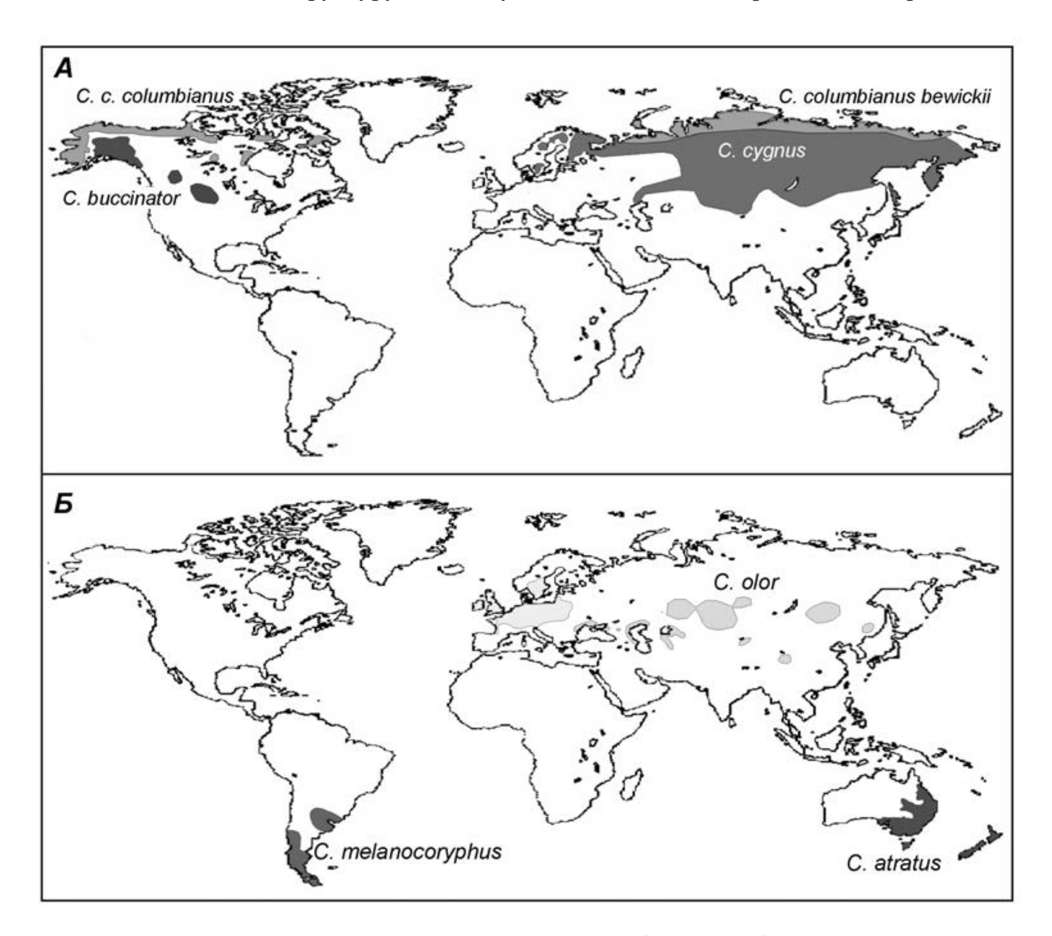


Рис. 1. Ареалы лебедей. А – «северных» лебедей: малого (тундрового), кликуна и трубача; Б – черношейного лебедя, черного лебедя и шипуна. Автохтонный ареал шипуна показан более темной заливкой, а европейские, обязанные вторичному расселению и акклиматизации вида – более светлой.

подразделение на повседневную активность, обеспечивающую само существование особи (например, комфортное поведение), процессы репродукции (например, гнездостроительное поведение) и сигнальное поведение, регулирующее процессы коммуникации, оказывается неадекватной основой классификации Комфортная и гнездостроительная активность, как и многие другие формы поведенческого самообеспечения индивида, в действительности являются важными составными частями сигнального и коммуникативного поведения. Они должны рассматриваться в сравнительной этологии наравне с «демонстрациями» и другими категориями коммуникативных сигналов. Иными словами, основой межвидовых сопоставлений должны служить описания, отражающие целостную сетевую структуру индивидуального поведения, а не просто перечни поз и звуков (Панов, 2005). Описания поведения лебедей на основе такого подхода на сегодняшний день не существует.

В коллекции Московского зоопарка до последнего времени были представлены все шесть видов лебедей мировой фауны. Это побудило авторов использовать эту уникальную возможность для сравнительного этологического исследования этой группы Гусеобразных с целью уточнения филогенетических связей между ее членами. Следует отметить, что таксономические исследования, направленные на выяснения таксономического статуса форм, входят в число основных исследовательских задач, перечисленных во Всемирной стратегии охраны животных зоопарками (1993). Зоопарки традиционно служат ценной и перспективной базой этологических работ, поскольку предоставляют возможности для исследований, которые не всегда могут быть проведены в природе.

Данное сообщение, первое в серии запланированных публикаций, посвящено типологизации и сравнению моторных компонентов сигнального поведения лебедей.

Материал и методы

В течение трех весенних сезонов (март – июнь) 2002–2004 гг. наблюдали за 6 видами лебедей, содержащихся на прудах Московского зоопарка и на озере в питомнике зоопарка в с. Сычево Волоколамской обл. Кроме того, наблюдения за кликунами были проведены в предгнезовой сезон на водоемах заповедника Аскания-Нова (31 марта – 7 апреля 2005 г.). На Большом пруду (площадью 1.936 га) старой территории зоопарка в разные годы наблюдений находились птицы следующих видов: черношейный лебедь (в авиарии, отделенном от пруда), черный лебедь, лебедь-шипун, лебедь-кликун, лебедь-трубач и гибрид кликуна и шипуна (1 особь). На пруду новой территории (площадью 0, 827 га) в разные годы наблюдений содержались черношейный лебедь, тундровый лебедь и кликун (табл. 1). В зоопитомнике в с. Сычево на небольшом искусственно созданном озере объектом исследований послужили малые лебеди (*C. columbianus bewickii*) и шипуны. Среди находящихся на водоемах лебедей каждого данного вида всегда имелась по крайней мере одна размножающаяся или сформировавшаяся пара. Под наблюдением находились птицы различного возраста (от птенцов предыдущего года рождения до особей в возрасте до 20–22 лет). Некоторые из них получены из природы, другие были рождены в неволе и выращены родителями либо людьми. В коллекции присутствовали также «анонимные» особи, условия рождения и выращивания которых были неизвестны, а половая принадлежность на период наблюдений не определена (все сведения получены из компьютерной базы данных ISIS – Международной системы учета животных, используемой в Московском зоопарке).

В Аскании-Нова наблюдения проводили на двух искусственных водоемах (площадью примерно 4 га и 2 га), сообщающихся друг с другом. Под наблюдением находились 9 кликунов (четыре пары и одиночная птица). Все птицы были половозрелыми и до этого в разные годы принимали участие в размножении.

Таблица 1. Коллекция лебедей Московского зоопарка по материалам ежегодных информационных отчетов за 2001–2003 гг.

Вид	Самцы	Самки	Пол не определен	Всего	Дата
C. melanocoryphus	3	3	1	7	На 31.12.2003
	2	2	1	5	На 31.12.2002
	3	2	0	5	На 31.12.2001
C. atratus	2	3	6	11	На 31.12.2003
	2	3	5	10	На 31.12.2002
	2	3	4	9	На 31.12.2001
C. olor	7	3	0	10	На 31.12.2003
	6	3	2	11	На 31.12.2002
	4	5	6	15	На 31.12.2001
C. cygnus	1	1	2	4	На 31.12.2003
	0	1	2	3	На 31.12.2002
	0	1	0	1	На 31.12.2001
*C. columbianus bewickii**	2	3	5	10	На 31.12.2003
	2	3	4	9	На 31.12.2002
	3	3	4	10	На 31.12.2001
C. buccinator	2	1	6	9	На 31.12.2003
	2	2	6	10	На 31.12.2002
	3	2	2	7	На 31.12.2001

* На пруду новой территории много лет живет лебедь, соответствующий по фенотипу североамериканской форме *C. c. columbianus*. Эта птица не числится в компьютерной базе данных ISIS.

Большинство лебедей не были помечены индивидуально (лишь единичные особи в зоопарке и зоопитомнике имели цветные пластиковые кольца или же нумерованные ошейники), поэтому работа выполнена в основном на анонимном материале. Для проведения дальнейших наблюдений за индивидуально опознаваемыми птицами в настоящее время проведено мечение лебедей пластиковыми цветными кольцами (на прудах зоопарка). Тундровые лебеди в зоопитомнике были помечены шейными ошейниками зимой 2004 г.

Наблюдения проводили в разное время дня в период с 8.30 до 19.00, выделяя «фокальную» птицу, «фокальные» пары или группы птиц. Переход с одного «фокального» объекта на другой был обусловлен сменой форм активности наблюдаемых птиц.

Таблица 2. Количество отснятых эпизодов спаривания

Вид	Число пар, у которых наблюдали копуляцию	Всего копуляций	Из них законченных последовательностей
C. melanocoryphus	2	4	4
C. atratus	Не менее 2*	8	5
C. olor	Не менее 2	5	3
C. cygnus	2	10	4
C. columbianus bewickii	2	4	3
C. buccinator	Не менее 2	11	9

* Птицы не были помечены индивидуально.

С помощью видеокамер Sony CCD-TR570E и CCD-TR3400E фиксировали все формы повседневной двигательной и акустической активности, уделяя специальное внимание социальным взаимодействиям, включая брачное поведение. Всего отснято 27 видеокассет, общая продолжительность записей – 39 ч. Голоса птиц дополнительно записывали на магнитофон Sony TCM-30V.

Хронометрический анализ поведения проводили на оцифрованных видеозаписях методом временных срезов (с разрешением 0,04 с) с использованием компьютерной программы Pinnacle Studio и графического редактора Adobe Photoshop. Иллюстрации выполнены путем прорисовки видеокадров в программе Corel Draw. Анализ звуковых сигналов проведен с использованием компьютерной программы визуализации звука SpectraLab.

Результаты

Классификация взаимодействий

В основу настоящего исследования положено допущение, что любое изменение в поведении особи, фиксируемое наблюдателем, может восприниматься также и ее социальным партнером и выступает, таким образом, в качестве коммуникативного сигнала. При таком подходе существенно расширяется сфера событий, охватываемых понятием «взаимодействие».

Все многообразие взаимодействий мы подразделяем на три категории, Особенности каждой из них определяются напряженностью социального контекста, которая, в свою очередь, напрямую зависит от уровня мотивации коммуникантов. Поскольку последние два параметра изменяются континуально, выделяемые нами категории взаимодействий также оказываются звеньями континуума, то есть их разграничение может быть проведено лишь с большой долей условности. Подобная схематизация, однако, весьма полезна как аналитический прием описания коммуникативных систем птиц вообще (см. Панов, 1978) и лебедей в частности.

Предлагаемая триада выглядит следующим образом:

1. Взаимодействия «слабые», или «рутинные». Мы включаем сюда все многообразие ситуаций, в которых «повседневное» поведение одной особи может, в принципе, так или иначе воздействовать на линию поведения другой. Эти взаимодействия обслуживаются такими коммуникативными сигналами, которые чаще всего не удается охарактеризовать в терминах целенаправленности и результата, как это возможно сделать применительно к взаимодействиям двух других категорий. Характерным примером рутинных взаимодействий у лебедей может служить синхронное купание потенциальных либо реальных половых партнеров.

2. Краткосрочные взаимодействия эпизодического характера. Сюда относятся, в частности, мимолетные акты агрессии при сокращении дистанции между особями, не связанными тесными персональными узами. Другой пример – так называемая «церемония приветствия» (см. ниже). Она наблюдается при встрече индивидов, входящих в одну и ту же семейную ячейку (в частности, половых партнеров) после более или менее продолжительного периода их пребывания в удалении друг от друга. Таким образом, эти взаимодействия, в отличие от «рутинных», имеют более или менее очевидную функциональную окраску и могут быть предположительно отнесены к ансамблям агрессивного либо полового поведения.

3. Интенсивные «ключевые» взаимодействия, привязанные к особо значимым ситуациям в жизни особи и/или репродуктивной ячейки – таким как захват территории, формирование пары, копуляция (см. Панов, 1978: 61). Эти взаимодействия характеризуются значительной длительностью. Они отличаются от взаимодействий, о которых

речь шла выше, наибольшим богатством репертуаров сигнальных средств и тем, что используемые сигналы выглядят максимально экстравагантными.

Помимо копуляций, структура которых будет подробно рассмотрена в заключительном разделе статьи, в категорию ключевых взаимодействий попадает так называемая «церемония триумфа» (Heinroth, 1911). Согласно работе Скотта с соавторами (Scott and Wildfowl Trust, 1972), «триумф» представляет собой синхронные демонстрации членов сформировавшейся пары после успешного завершения ими территориального конфликта. Судя по нашим данным, взаимодействия, аналогичные триумфу, наблюдаются и в иных контекстах. Так, у кликунов и тундровых лебедей они выступают в качестве реакции на приближение агрессивно настроенного шипуна.

Яркий пример ключевого взаимодействия дает «парадирование» самцов шипуна на границе их территорий. Каждый в позе угрозы плавает по круговой траектории по свою сторону границы, не пытаясь сблизиться с соперником. Эти взаимные демонстрации могут продолжаться на протяжении десятков минут.

Возвращаясь к принятому нами принципу классификации взаимодействий, необходимо еще раз указать на условность подразделения их на рутинные, эпизодические (обслуживаемые сигналами низкой либо умеренной интенсивности) и ключевые. Так, при определенных условиях «церемония приветствия» может плавно перерасти в «церемонию триумфа». Нередко можно наблюдать короткие эпизоды неполно выраженного предсовокупительного поведения, которое быстро прерывается и потому не может служить стимулятором ответного поведения со стороны партнера. В таких случаях взаимодействие не попадает в категорию ключевых, но может быть расценено лишь как эпизодическое.

В табл. 3 приведены перечни оптических сигналов, наиболее характерных для рутинных взаимодействий, а также церемоний приветствия (из категории эпизодических взаимодействий) и триумфа (ключевое взаимодействие).

Общая схема поведения лебедей в условиях зоопарка

В Московском зоопарке лебеди остаются на полувольном содержании на протяжении всего года. Зимой особи всех видов держатся достаточно компактно около незамерзающих полыней. В этой смешанной группировке отдельные альянсы (пары, в том числе и неразмножавшихся взрослых особей, а также семьи с молодыми прошлого года рождения) поддерживают между собой дистанции, которые лишь незначительно превышают таковые между членами альянсов. Агонистические контакты в это время практически отсутствуют.

В предбрачный период (с конца февраля до середины марта) по мере освобождения зеркала воды ото льда альянсы постепенно рассредоточиваются. Члены каждого альянса (будь то брачная пара или группа молодых неразмножающихся сиблингов) большую часть времени проводят вместе. При этом на протяжении дня наблюдается четкая синхронизация действий партнеров в отношении всех форм повседневной активности. Члены пары плавают вместе (параллельными курсами либо тандемом), одновременно купаются, кормятся, выходят на берег и спят там или чистят оперение. Начало купания либо чистки у одного из партнеров явным образом стимулируют аналогичную активность у другого (или других, если речь идет о группе сиблингов). Такое алломиметическое поведение выглядит явно скоординированным и, таким образом, может быть отнесено к категории рутинных взаимодействий.

С приближением брачного периода все чаще приходится наблюдать взаимодействия с использованием «ритуализованных» сигналов. Во время совместного плавания самца и самки становятся заметными признаки возрастающей половой мотивации. При этом некоторые рутинные взаимодействия перерастают в такие, которые выглядят уже как предкопуляционные, хотя и не заканчивающиеся спариванием.

Таблица 3. Важнейшие компоненты моторики поведения лебедей в разных типах взаимодействий

Тип взаимодействия	Уровни интеграции поведения	ЭДА	Виды					
			Cygnus melanocoryphus	*Cygnus atratus*	*Cygnus olor*	*Cygnus cygnus*	*Cygnus columbianus*	*Cygnus buccinator*
Рутинные	Автономные ЭДА	Опускание клюва в воду («питье») (рис. 4*г*; рис. 6*п*)	+	+	+	+	+	+
		Вздергивание головы клювом вверх (рис. 1 $Б_1$; рис2 *А,Б,В*)	+	+	-	-	-	-
		Неглубокие кивки	-	-	-	+	+	+
		Интенсивные кивки (рис 3)	-	-	-	-	-	+
		Подергивание второстепенными маховыми вверх (правое и левое крыло поочередно)	-	+	+	+	+	+
Эпизодическое: церемония приветствия	ЭДА как компоненты единиц II уровня (поз и полимодальных демонстраций)	Вздергивание головы клювом вверх (рис. 1 $Б_1$; рис2 *А,Б,В*)	+	+	+*	-	-	-
		Клюв под углом вниз (рис. 1$Б_3$) при вертикальной шее	-	+	-	+	+	+
		Латеральные повороты головы (рис. 2 *В*; 4*ж-к*; рис. 6*ж,з,л-о*)	-	-	+**	(+)***	(+)***	(+)***
		Приподнимание второстепенных маховых над спиной (рис. 1 *Б*)	-	+	+	-	+	-
Ключевое: церемония триумфа		Вздергивание головы клювом вверх (рис. 1 $Б_1$; рис2: *А,Б,В*)	+	+	+	-	-	-
		Латеральные повороты головы(рис. 2 *В*; 4*ж-к*; рис. 6*ж,з,л-о*)	-	-	+**	-	-	-
		Второстепенные маховые приподняты и развернуты (рис. 1 $В_3$ внизу)	-	+****	+****	-	+	-
		Интенсивные кивки, воспроизводимые сериями в высоком темпе (рис. 3)	-	-	-	-	-	+
		То же, с шеей, вытянутой под углом вперед и с движениями головы вверх-вниз (рис.3 *А, Б*)	-	-	-	+	+	-
		Ритмичные взмахи частично или полностью расправленными крыльями (рис. 1 $В_6$)	-	-	-	+	+	+

* нерегулярно, эпизодически;** с поклонами (см. текст); *** движения редуцированы;**** подняты высоко и развернуты (также элемент агрессивного поведения) *Примечание*: В рамках объединены ЭДА, воспроизводимые в комплексе.

Изредка члены брачной пары могут на короткое время оказаться вне сферы взаимной видимости. Когда их визуальная связь возобновляется, они тут же сближаются, выполняя при этом упоминавшиеся выше церемонии «приветствия» либо «триумфа». Набор движений, поз и звуков, характерный для церемонии триумфа, члены пары воспроизводят также после мимолетного агонистического контакта самца либо самки с членом какого-либо другого альянса. Впрочем, следует заметить, что эпизоды внутривидовой агрессии на прудах зоопарка сравнительно редки – вопреки тому обстоятельству, что количество особей на единицу площади может быть весьма значительным (по крайней мере, у некоторых изученных видов – см. табл. 1).

Репертуар оптических сигналов

При описании сигнального поведения лебедей мы будем придерживаться комбинаторно-иерархического принципа (Панов, 1978). Для нашей задачи удобно выделить три соподчиненных уровня организации поведения. При таком подходе единица каждого вышестоящего уровня может быть представлена в виде комбинации единиц, относящихся к уровню более низкого ранга. В качестве исходных, базовых единиц первого уровня, из которых строится целостное поведение, мы рассматриваем так называемые элементарные двигательные акты (ЭДА). Некоторые из них оказываются своего рода «вкраплениями», нарушающими монотонность цепи повседневного поведения, что дает нам основание приписывать им самим некую сигнальную функцию (ради удобства последующего изложения эту категорию акций можно обозначить в качестве «автономных ЭДА», перечисленных в строках 1–5 табл. 3).

Однако в большинстве случаев ЭДА выступают в качестве строительных блоков, из которых складываются сигнальные структуры второго уровня организации. К их числу относятся всевозможные демонстративные позы. И, наконец, цепь поведения, представленная как последовательность единиц второго уровня, рассматривается нами как единица третьего уровня интеграции. Именно такой последовательностью акций оказывается поведение каждого из партнеров во время взаимодействия той или иной функциональной окраски (агрессивное, дружественное в церемонии приветствия, предсовокупительное). Важно подчеркнуть, что наряду с единицами второго уровня в репертуаре действий каждого из партнеров могут присутствовать также и автономные ЭДА. Это показано в табл. 3, где одни и те же ЭДА (например, вздергивание головы) присутствуют в репертуарах, обслуживающих все три категории взаимодействий.

Каталог важнейших ЭДА, характерных для лебедей как группы, весьма компактной с точки зрения этолога, приведен на рис. 2. Этот каталог описывает пространство возможностей, определяющих конфигурацию поз у лебедей. Свободное комбинирование ЭДА, отображенных в рядах А, Б и В, дает множество поз, континуально связанных друг с другом. Очень многие из отображенных здесь ЭДА можно обнаружить в континууме поведения каждого из шести изученных видов, и лишь некоторые обладают четко выраженной видоспецифичностью, что отражено в развернутом комментарии к этой иллюстрации.

При каталогизации ЭДА мы ориентировались на два вектора. Первый из них отражает нарастание напряженности социального контекста и общего уровня эмоционального возбуждения (или неспецифической активации – см. Панов, 1978: 24). Второй вектор – это нарастание интенсивности движений той или иной части тела, выступающей в качестве демонстративного органа (по терминологии из работы: Geist, 1966). В качестве демонстративных органов, вносящих максимальный вклад в генерацию оптических сигналов у лебедей, мы рассматриваем, во-первых, голову с шеей и, во-вторых, крылья. Континуальное нарастание «выразительности» сигналов, генерируемых поло-

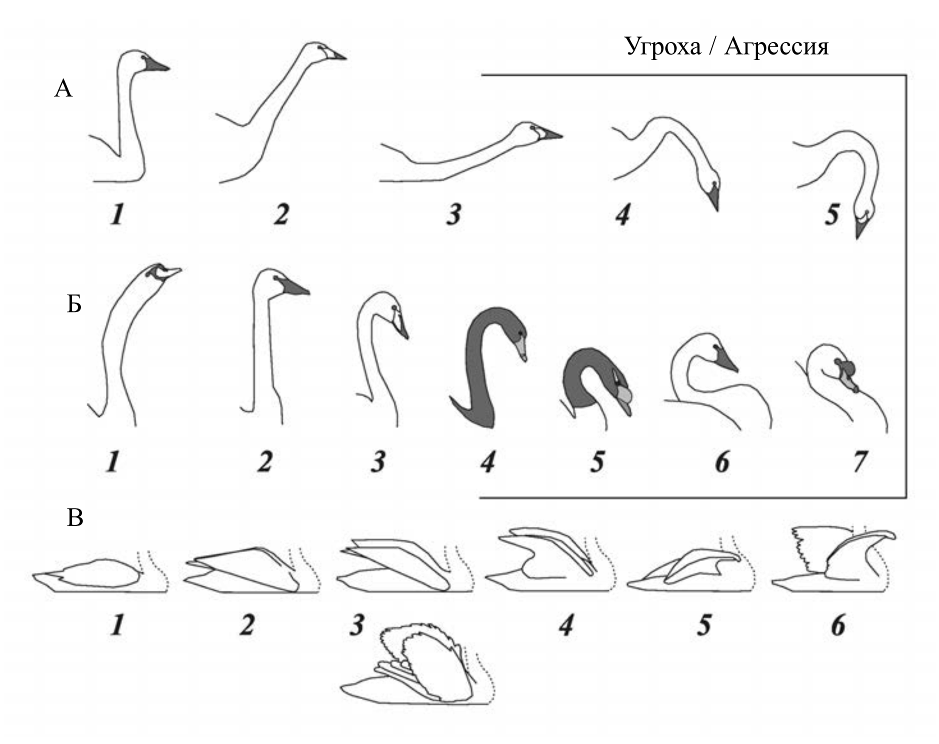


Рис. 2. Пространство возможностей, определяющих конфигурацию поз у лебедей. Комбинирование элементов, показанных в рядах А, Б и В, дает множество поз, континуально связанных друг с другом.

А – положение шеи относительно туловища; *Б* – положение головы относительно шеи; *В* – состояние крыльев. Многие из изображенных ЭДА можно найти в репертуарах всех 6 видов, однако некоторые из них наиболее характерны лишь для некоторых из них. Черношейный лебедь *Б*5; черный лебедь *Б4* и ЭДА, сходный с нижней позицией *В3*; шипун *Б1*, *Б7*, *В3* (внизу); кликун *А2*, *А3*; тундровый лебедь *А3*, *А5*, *Б3*; трубач *А1*, *Б2*, *Б6*. Градации *В2* – *В3* (верх) – *В6* типичны для кликуна, малого лебедя и трубача. По кадрам видеосъемки в Московском зоопарке. *А5* – из Evans, 1977. В этой позе птица может подолгу держать голову под водой (см. Johnsgard, 1965: 36).

жением и движениями головы и крыльев, показаны на рис. 2 (позиции *Б2–Б7* и *В1–В6*, соответственно).

Говоря о векторе нарастания напряженного контекста, следует разделить ход событий на больших и на коротких временах. В первом случае имеется в виду нарастание половой мотивации особей на начальных стадиях репродуктивного цикла, когда рутинные взаимодействия постепенно перерастают в функционально окрашенные – преимущественно предкопуляционные (в меньшей степени – в агонистические). На малых временах речь может идти, например, об изменении характера сигнализации в моменты периодического нарастания половой мотивации членов брачной пары в преддверии очередного акта копуляции.

Что касается вектора нарастания интенсивности оптических сигналов, то, как можно видеть из рис. 2, практически каждая их категория может быть представлена как континуум, внутри которого интенсивность движений может варьировать от зачаточной, с трудом уловимой наблюдателем, до выраженной в максимальной степени. При этом сам спектр возможных вариаций может служить характеристикой этологической специфики вида.

Автономные ЭДА, выполняющие сигнальную функцию в рутинных взаимодействиях

У лебедей, как и в других таксонах Гусеобразных, невозможно провести резкую грань между комфортным и коммуникативным поведением. В частности, поведение партнеров в предсовокупительных взаимодействиях не отличается, по существу, от того, что мы видим в начальной фазе истинного комфортного купания. При подготовке к копуляции оба партнера проделывают в непосредственной близости друг от друга нырки шеей и передней частью корпуса (подробнее описание предсовокупительного поведения разных видов см. в заключительной части статьи). Иногда такое поведение приходится наблюдать и в ходе рутинных взаимодействий во внебрачный период. Но более характерны для подобного рода взаимодействий не столь броские действия, которые, на наш взгляд, континуально связаны с описанными акциями купания. Этот континуум, если рассматривать его по нарастающей, выглядит следующим образом: 1) опускание клюва в воду («питье»); 2) то же, но с латеральными его движениями в воде («полоскание клюва»); 3) погружение всей головы; 4) погружение головы и шеи; 5) «подпрыгивание» и резкий нырок по инерции с погружением не только шеи, но и всей грудной области.

Особое внимание следует обратить на первое звено этого континуума, которое представляет собой весьма характерный элемент поведения всех без исключения видов лебедей. При погружении клюва в воду происходящее часто выглядит так, словно птица захватывает им воду и даже проглатывает ее, когда шея возвращается в вертикальное положение, а клюв оказывается обращенным кончиком кверху. Эта акция, которую мы в дальнейшем будем называть «питьем», служит стандартным элементом поведения партнеров в предкопуляционных взаимодействиях. Сейчас для нас важно, что питье регулярно наблюдается также и при рутинных контактах социальных партнеров, в частности во время их совместного плавания тандемом, когда эти акции проделываются птицами с очевидной синхронностью.

В этологической литературе по Гусеобразным эту акцию принято называть «демонстративным питьем» (display drinking; см., например, Heymer, 1977: 30). У многих видов уток захват воды клювом синхронизован с резким поклоном и происходит в тот момент, когда клюв на мгновение касается воды. Аналогичное поведение отмечено нами у черного лебедя и трубача.

Мы полагаем, что питье, как и «демонстративное» ныряние, исходно связано с комфортным поведением, поскольку захват воды клювом в норме используется для смачивания оперения во время его чистки. Иногда в ходе рутинных взаимодействий можно наблюдать практически полное совмещение во времени двух следующих акций: мимолетные прикосновения клюва к воде и сразу же – к груди (по типу смещенной чистки оперения).

Другой вариант смещенной чистки оперения, который наблюдается в ходе рутинных взаимодействий, – это мимолетная чистка оперения бока. Нередко ее можно наблюдать непосредственно вслед за прикосновением клюва к груди. Обе эти акции наиболее характерны для поведения шипуна, у которого они (в комплексе с движениями питья) составляют зримую часть тех рутинных взаимодействий, которые с началом брачного сезона постепенно приобретают характер предкопуляционных. Только у этого вида описанные смещенные чистки включены также в истинные предкопуляционные взаимодействия, тогда как у всех прочих видов лебедей чистки имеют место лишь после спаривания – при купании обоих партнеров сразу же вслед за копуляцией.

Сигналы, генерируемые движениями головы и шеи

У всех видов лебедей движения головы и шеи, которые мы рассматриваем в качестве коммуникативных сигналов, воспроизводятся по большей части в сопровождении

видоспецифических звуков. Таким образом, здесь мы имеем дело с полимодальными сигналами, которые лишь ради удобства подачи материала позволительно расчленять на моторную и акустическую компоненты (описание последних будет дано в следующем сообщении).

Моторика этих акций обладает очевидной видоспецифичностью. Наиболее просто интересующие нас движения организованы у черношейного лебедя: клюв из стандартного горизонтального положения коротко движется кверху, а шея при этом сохраняет вертикальное положение (рис. 3*А*). При кажущемся сходстве подобного рода движений у черношейного и черного лебедей, при ближайшем рассмотрении они оказываются существенно различными. Если у первого вида имеет место только подъем головы, то у второго он скоррелирован с последующим ее опусканием, которое зачастую выглядит в виде короткого кивка (рис. 3*Б*). Только один раз за все годы наблюдений (30 апреля 2006 г.), у черного лебедя наблюдали многократные движения шеи, во многом сходные с резкими кивками северных лебедей, особенно – лебедя трубача (сравни рис. 3*В* и 4*В*). Это наблюдение в еще большей степени акцентирует резкие отличия моторики черношейного лебедя как от ЭДА черного, так и всех прочих видов лебедей Старого Света.

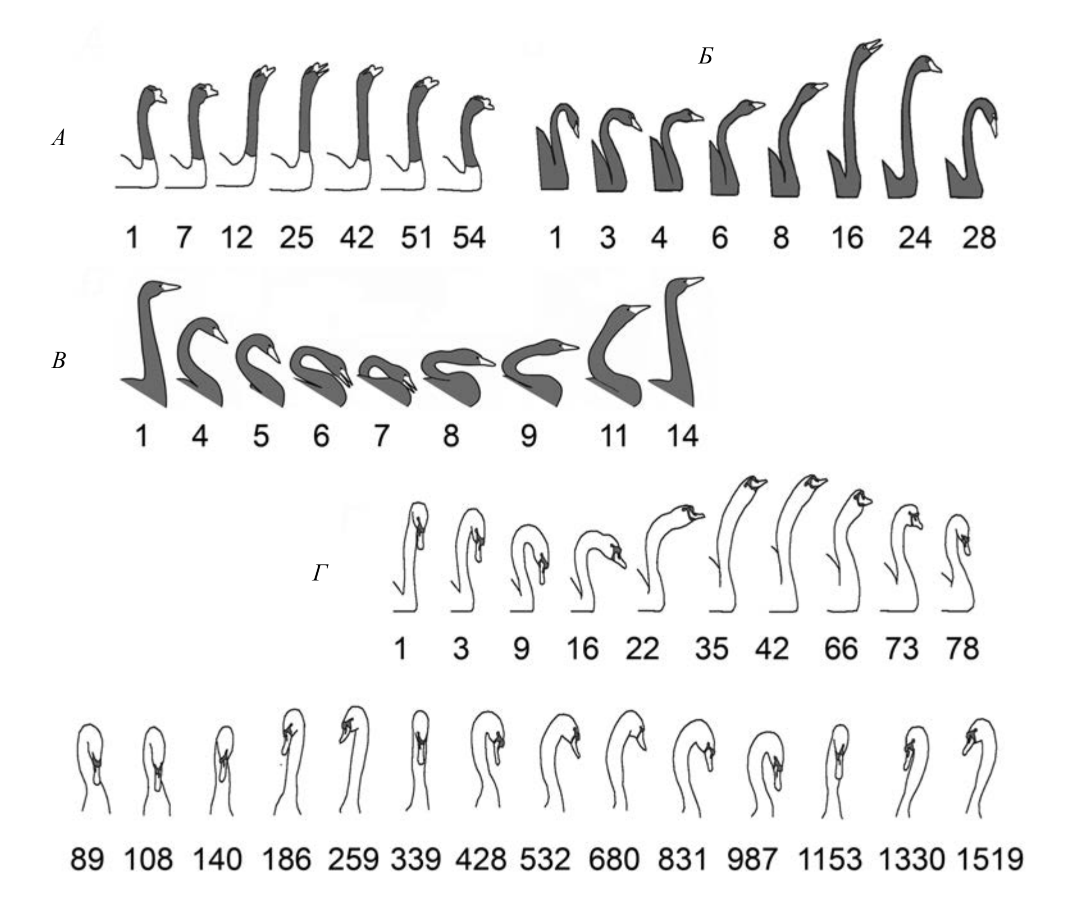


Рис. 3. Движения головы и шеи у черношейного лебедя (*А*), черного лебедя (*Б,В*) и шипуна (*Г*). Цифры – номера видеокадров при скорости съемки 25 кадров/с.

Что касается тех ранее описанных движений черного лебедя, которые мы считаем типичным для него (рис. 3*Б,В*), то они в какой-то мере сближает этот вид с шипуном. Дело в том, что у шипуна вздергивание головы органически вплетено в сложный ансамбль движений, описываемых как последовательность плавных поклонов («кивки») в сочетании с латеральными поворотами головы из стороны в сторону (рис. 3*Г*). Каждый цикл, включающий два поклона и, соответственно, два поворота головы (вправо и влево) занимает примерно 2,3 с. При этих движениях короткое оперение шеи приподнято, так что она выглядит утолщающейся по направлению к голове. Всю последовательность описываемых движений, которая может включать в себя до 16 циклов, следует считать единицей второго уровня. Такого рода последовательности служат у шипуна важнейшей составной частью поведенческих ансамблей третьего уровня организации. Речь идет о церемонии приветствия и о предсовокупительных взаимодействиях, где эти круговые поклоны воспроизводятся синхронно обоими партнерами (рис. 6*В 2-4*).

В компактной группе «северных» лебедей (кликун, тундровый и трубач) у всех видов движения шеи и головы подчиняются, в общем, единой схеме. Это поклоны (или кивки), сильно варьирующие по интенсивности от случая к случаю. При низких уровнях общего возбуждения у особей этих видов наблюдаются короткие кивки, при которых шея слегка изгибается вперед лишь в верхней своей части. При этом голова, не меняя стандартного горизонтального положения, коротко движется вниз и тут же возвращается в исходную позицию. В таком выражении эти кивки рассматриваются нами как автономные ЭДА.

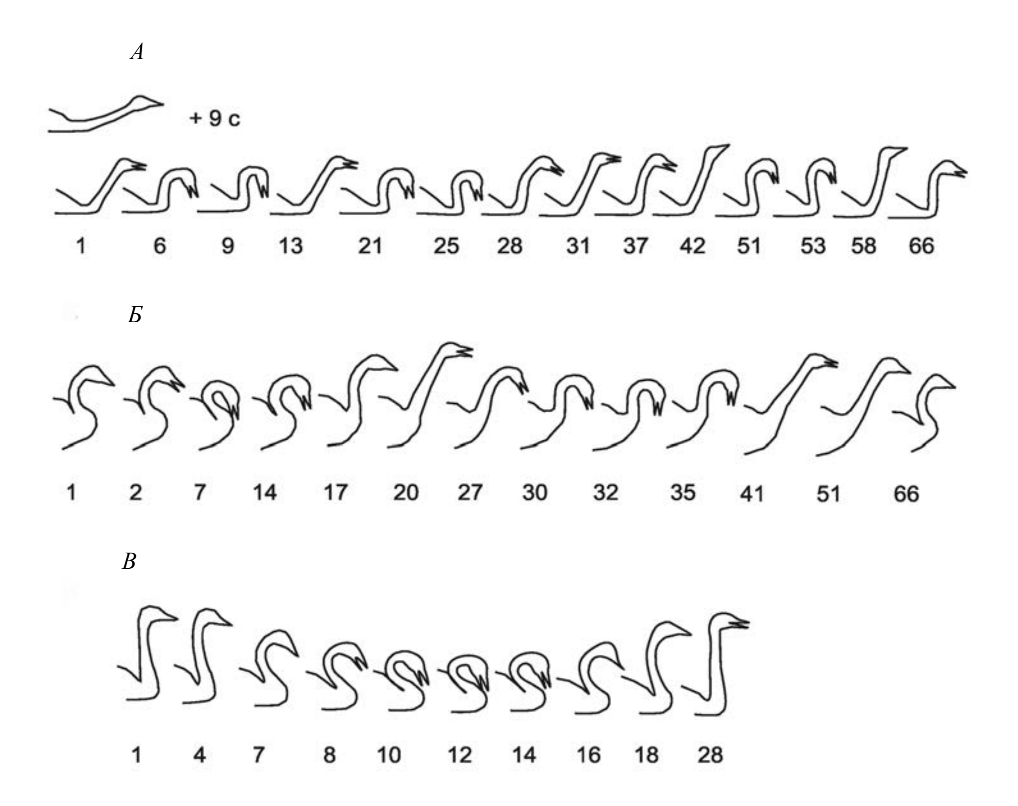


Рис. 4. Интенсивные кивки у тундрового лебедя (*А*), кликуна (*Б*) и трубача (*В*). Цифры – номера видеокадров при скорости съемки 25 кадров/с.

По-иному выглядят соответствующие акции при возрастании возбуждения (например, когда птицы вступают в ритуал приветствия). У тундрового лебедя и кликуна интересующие нас движения имеют очень много общего (рис. 2*А 3*, рис. 4*А*, *Б*). Чем выше интенсивность этих движений, тем чаще они воспроизводятся одновременно с характерными движениями крыльев (см. ниже), выступая в таких случаях уже в качестве компоненты сложной демонстрации (второй уровень интеграции; см. Табл. 2). У обоих названных видов существует еще один вариант подобного поведения: шея вытянута вперед под острым углом к поверхности воды (рис. 2*А 3,* рис. 4*А* вверху), а ритмичные звуковые сигналы подаются без кивков головы.

В отличие от тундрового лебедя и кликуна, у трубачей в аналогичных ситуациях наблюдаются короткие резкие поклоны с весьма широкой амплитудой: в начальный момент положение шеи строго вертикально, при движении клюва книзу он зачастую

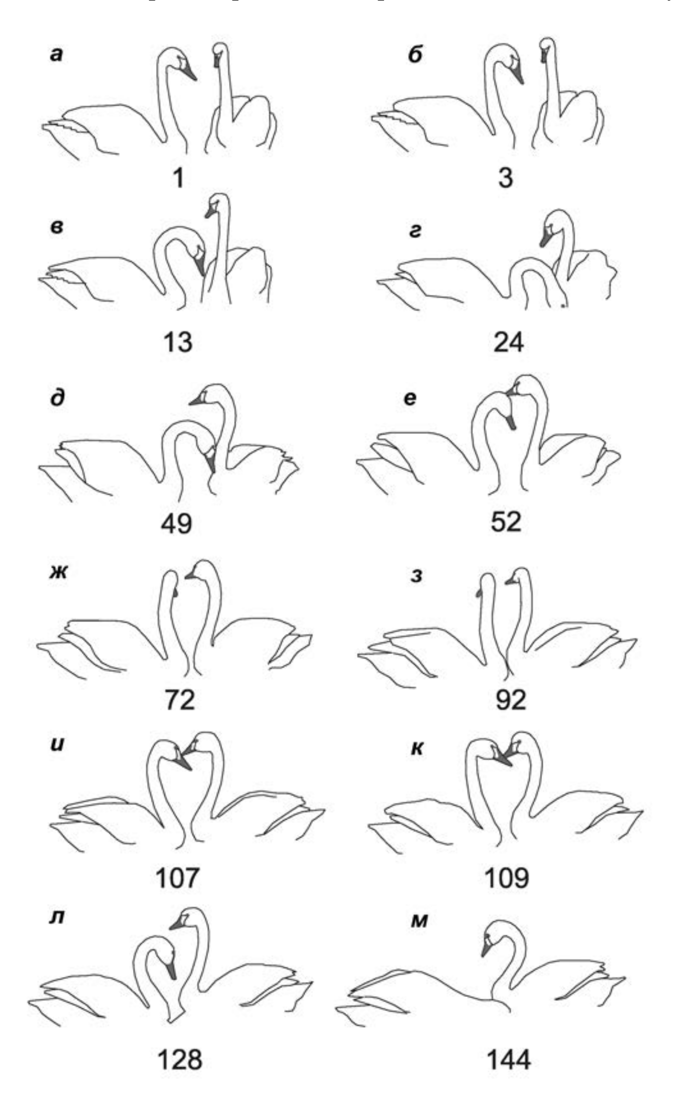


Рис. 5. Церемония приветствия у тундрового лебедя. Цифры – номера видеокадров при скорости съемки 25 кадров/с.

касается воды (если птица на плаву), после чего шея мгновенно полностью выпрямляется (рис. 4*B*). Одновременно с поклоном птица подает характерный звуковой сигнал. Следует особо подчеркнуть, что описанные движения отчетливо и устойчиво различаются у кликуна и трубача, что вкупе с резкими различиями в вокализации бесспорно свидетельствует об их неконспецифичности.

У всех трех видов «северных» лебедей описанные кивки следуют друг за другом более или менее плотными сериями. Каждый кивок сопровождается вокальным сигналом. При этом у трубача и кликуна все движения внутри серии более или менее единообразны, тогда как у тундрового лебедя в составе одной серии нередко воспроизводятся два разных варианта кивков. Во всех случаях партнеры по взаимодействию (вне зависимости от их числа) подают эти полимодальные сигналы в высшей степени синхронно. Если партнеров только двое, то издаваемые ими звуки воспринимаются наблюдателем как четко согласованный дуэт. У всех трех видов дуэтом звучат крики самца и самки также в момент окончания копуляции, когда клювы обоих партнеров оказываются на мгновение направленными почти вертикально вверх (подробнее см. описание поведения при копуляции).

Следует отметить, у всех трех видов «северных» лебедей наблюдается также нечто похожее на движения головы, описанные у шипуна. Это едва уловимые латеральные повороты головы, которые птицы проделывают в момент сближения друг с другом после временной разлуки (рис. 5). По степени выраженности этих движений (от минимальной до максимальной) в данной ситуации интересующие нас виды могут быть выстроены в следующий ряд: трубач – кликун – тундровый лебедь. В то же время в посткопуляционных демонстрациях описанные движения достаточно ярко представлены именно у трубача. В отличие от того, что мы видим у шипуна, здесь нет сколько-нибудь выраженных поклонов (только более или менее выраженный наклон клюва вниз), а серии последовательных поворотов головы вправо и влево не превышают двух-трех (рис. 7).

Сигналы, генерируемые движениями крыльев

У всех видов лебедей, за исключением черношейного, движения крыльев могут служить надежным индикатором повышение общего уровня возбуждения и, соответственно, готовности к взаимодействиям того или иного характера. Подобно тому, как это было описано в отношении движений головы, интенсивность движении крыльев возрастает континуально параллельно с нарастанием напряженности социального контекста.

При низких уровнях возбуждения птица начинает поочередно подбрасывать кверху сложенные второстепенные маховые одного и другого крыла. При нарастании степени активации второстепенные маховые оказываются устойчиво приподнятыми над спиной, так что с задней точки наблюдения под ними хорошо видны сложенные первостепенные маховые (рис. 7*г–ж*). Существуют четкие межвидовые различия в степени выраженности этого ЭДА и в характере его использования во взаимодействиях разного типа, в частности в предкопуляционных (см. ниже).

Дальнейший ход усиления интенсивности движений крыльев различен у шипуна и черного лебедя, с одной стороны, и у трех видов северных лебедей – с другой. У первых двух видов нарастает лишь степень подъема второстепенных маховых над спиной, которые у шипуна одновременно отклоняются от оси тела латерально (рис. 2*B 3*, нижняя позиция). При этом никаких дополнительных движений крылья при этом не совершают. У трубача, кликуна и тундрового лебедя при эмоциональных всплесках (особенно в ходе церемонии триумфа) приподнятые над спиной второстепенные маховые начинают ритмично двигаться вверх и вниз, причем амплитуда этих взмахов временами становится весьма значительной. С возрастанием интенсивности таких движений крылья по-

степенно расправляются: концы первостепенных маховых направлены уже под углом к оси тела или же перпендикулярно к ней. В последнем случае ритмичные взмахи воспроизводятся полностью расправленными крыльями. В момент начала агонистического взаимодействия у кликуна и трубача полностью расправленные и распластанные над субстратом крылья могут довольно долго оставаться неподвижными, фиксированными в этом положении.

У всех трех видов северных лебедей описанные движения крыльев проделываются одновременно с ритмичными движениями шеи и головы (поклоны, кивки) и неизменно сопровождаются вокализацией. При этом ритмы следования звуковых сигналов синхронизированы с кивками и взмахами крыльев (как приподнятых над туловищем, так и полностью расправленных). Эти полимодальные демонстрации второго уровня интеграции характеризуются у трех названных видов сравнительно низким порогом проявления. В условиях зоопарка интересующее нас поведение приходится наблюдать не только в социальных взаимодействиях между особями (где их участники выполняют описанные действия одновременно), но также в качестве реакции на персонально знакомых птицам служителей зоопарка. Эти акции постоянно воспроизводятся и в тот момент, когда на пруд доставляется очередная порция корма для водоплавающих птиц. Таким образом, можно заключить, что описанные демонстрации служат выражением повышения общего уровня эмоционального возбуждения. Особенно низкий порог проявления подобных акций характерен для тундрового лебедя.

В отличие от видов «северной группы», у шипуна и черного лебедя взмахи полностью расправленными крыльями приурочены лишь к сравнительно редким ситуациям открытой агрессии. Будучи при этом элементом поведения нападающей особи, эти движения несут, вероятно, важную функциональную нагрузку, оптимизируя локомоцию и поддержание равновесия нападающего. Подобного рода акции не выглядят ритуализованными, так что их сигнальное значение имеет, на наш взгляд, подчиненный характер.

В заключение этого раздела следует еще раз упомянуть об отсутствии сколько-нибудь выраженных движений крыльями у черношейного лебедя. У этого вида лишь в очень редких случаях можно наблюдать едва заметные подергивания кверху сложенными второстепенными маховыми.

Структура ключевых взаимодействий при копуляции

У большинства видов (за исключением шипуна) половые взаимодействия начинаются на первый взгляд внезапно. Однако опытному наблюдателю удается, как правило, с большой долей вероятности предугадать момент начала подобного взаимодействия. Во многих случаях прогноз оправдывается, поскольку на прудах зоопарка, как и в природе, локализация спариваний привязана к гнездовой территории. Кроме того, по нашим наблюдениям, копуляции одной и той же пары происходят в брачный сезон примерно в одно и то же время суток.

Началу непосредственных предкопуляционных контактов предшествует направленное перемещение партнеров к определенной точке водного зеркала. Одновременно оба партнера демонстрируют ЭДА «питье», осуществляемое птицами с высокой синхронностью. Всю сложную последовательность поведения при спаривании (третий уровень интеграции) можно разделить на три стадии: предкопуляционные демонстрации, собственно копуляция и посткопуляционное взаимодействие. Попытка выделить элементы брачного поведения, присущие всем без исключения шести видам, показывает, что число таких элементов невелико: это синхронные погружения в воду головы и шеи – удерживание самки за шею или голову во время садки – последовательные или синхронное приподнимание партнеров над водой со взмахами расправленными крыльями

(рис. 7*д*, 6*е*, 6*и*) – посткопуляторные чистки и/или купания. Однако следует сказать, что привставанием птицы над водой с резкими взмахами крыльев завершаются также и агонистические взаимодействия, и последовательности комфортного поведения – то есть эти акции следует рассматривать как неспецифический индикатор окончания самых разных форм активности. Вообще говоря, эти элементы поведения характерны не только для лебедей, но и для всех без исключения представителей отряда Гусеобразных.

Остановимся теперь на межвидовых различиях в организации поведения при спаривании у лебедей. В конспективной форме видоспецифичность этих взаимодействий иллюстрируется табл. 4, которая нуждается в некоторых комментариях (см. также рис. 6).

Черношейный лебедь

Особенности этого взаимодействия у данного вида показаны на рис 6*А*. Предкопуляционные взаимодействия, как и у всех прочих изученных видов, сводятся к ныряниям партнеров, находящихся в непосредственно близости друг к другу. При этом птицы погружают в воду голову и шею, причем по ходу взаимодействия синхронизация ныряний прогрессивно возрастает. После цикла таких совместных ныряний самец хватает самку за затылок (голова ее находится под водой), одновременно делая садку. На протяжени всей копуляции голова самца (а не только самки) остается под водой, что отличает этот вид от всех прочих изученных. Сразу по окончании коитуса оба партнера принимают характерную позу, при которой шея согнута дугой, так что опущенный книзу клюв касается воды (рис. 6*А 8*).

Черный лебедь

Предкопуляционное взаимодействие начинается с синхронных погружений в воду головы и шеи. Но, в отличие от всех прочих видов, каждый из партнеров совершает эти «нырки», перекинув шею поперек шеи другого участника взаимодействия (рис. 6*Б*; «тактильный контакт» в табл. 3). При этом роли партнеров («верхний» – «нижний») все время меняются. Важно подчеркнуть, что в данном случае нырки обеих птиц зачастую совершаются строго одновременно («верхний» партнер тяжестью своего тела как бы подает сигнал «нижнему» для очередного погружения головы и шеи). В промежутках между нырками «верхний» партнер, чья шея перекинута через шею другого, нередко демонстрирует акт «питья». По ходу взаимодействия шеи партнеров тесно соприкасаются и глубоко перекрещиваются, так что самец налегает килем на основание шеи самки. Лишь сделав садку, он начинает нащупывать клювом точку захвата шеи самки, чтобы удержать ее во время коитуса. С его окончанием обе птицы вытягивают шеи вертикально вверх (ЭДА, отсутствующий у черношейного лебедя). Сразу же вслед за этим обе птицы принимают позу, похожую на таковую черношейного лебедя, но при этом они, как правило, ориентированы головами по направлению друг к другу (рис. 6*Б 8 – Б 9*).

Шипун

Как и у черного лебедя, предкопуляционные взаимодействия шипунов весьма длительны (рис. 6*В*). Они включают в себя (помимо элементов, общих для всех изученных видов):

1. Последовательность плавных поклонов с поворотами головы, выполняемых партнерами синхронно. При этом птицы иногда соприкасаются щеками (рис. 6*В 2*).

2. Периодические чистки бока, которые проделываются обеими птицами и явно нарушают синхронность их ныряний на начальных этапах взаимодействия.

Таблица 4. Структурное сопоставление ритуалов спаривания у шести видов лебедей

Тип поведения	Акция	*C. melanocoryphus*	*C. atratus*	*C. olor*	*C. cygnus*	*C. columbianus bewickii*	*C. buccinator*
Предкопуляционное	Латеральные поворотыголовы	-	-	+	+	+	+
	То же, с предшествующим кивком	-	-	+	-	-	-
	Ныряние	+	+	+	+	+	+
	Чистки, перемежающиеся с нырками	-	-	+	-	-	-
	Тактильный контакт	-	Постоянный	Многократный незадолго перед садкой	Однократный сигнал к садке	Однократный сигнал к садке	Однократный сигнал к садке
	Приподнимание крыльев над спиной	-	++	+++	-*	+	-*
	Удержание самки самцом	Перед садкой	После садки	После садки	После садки	После садки	После садки
	Способ удержания самки	За затылок	За основание или за середину шеи	За загривок	За середину шеи	За затылок	За середину шеи или за затылок
	Длительность подготовки к копуляции	Значительная до 5 мин. 40 с	Весьма значительная до 4 мин. 11 с	Весьма значительная до 5 мин 14 с	Короткая до 1 мин. 8 с	Короткая до 1 мин. 10 с	Короткая до 1 мин. 45 с
После копуляции	Вертикальная стойка с клювом верх	-	+	+	+	+	+
	Шея дугой – клюв вниз	+	+	(+)**	-	-	-
	Поворот к партнеру	-	+	+	(+)***	+	+
	С «топтанием»	-	-	+	+	+	+
	Сближение и соприкосновение грудными отделами	-	-	+	-	+	+

* ЭДА отсутствует при подготовке к копуляции, но имеет место в посткопуляционном взаимодействии (см. рис. 6)

** Не столь ярко выраженное движение, как у черношейного и черного лебедей (сравни рис. 6А9, Б9 и В9).

*** Акция выглядит незаконченной.

Эпизодическое «перекрещивание шей» наблюдается лишь в конечной стадии совместных нырков, причем (в отличие от черного лебедя) «верхнюю позицию» занимает, как правило, только самец. В таком положении он часто проделывает акт «питья» – подобно тому, как это происходит у черных лебедей.

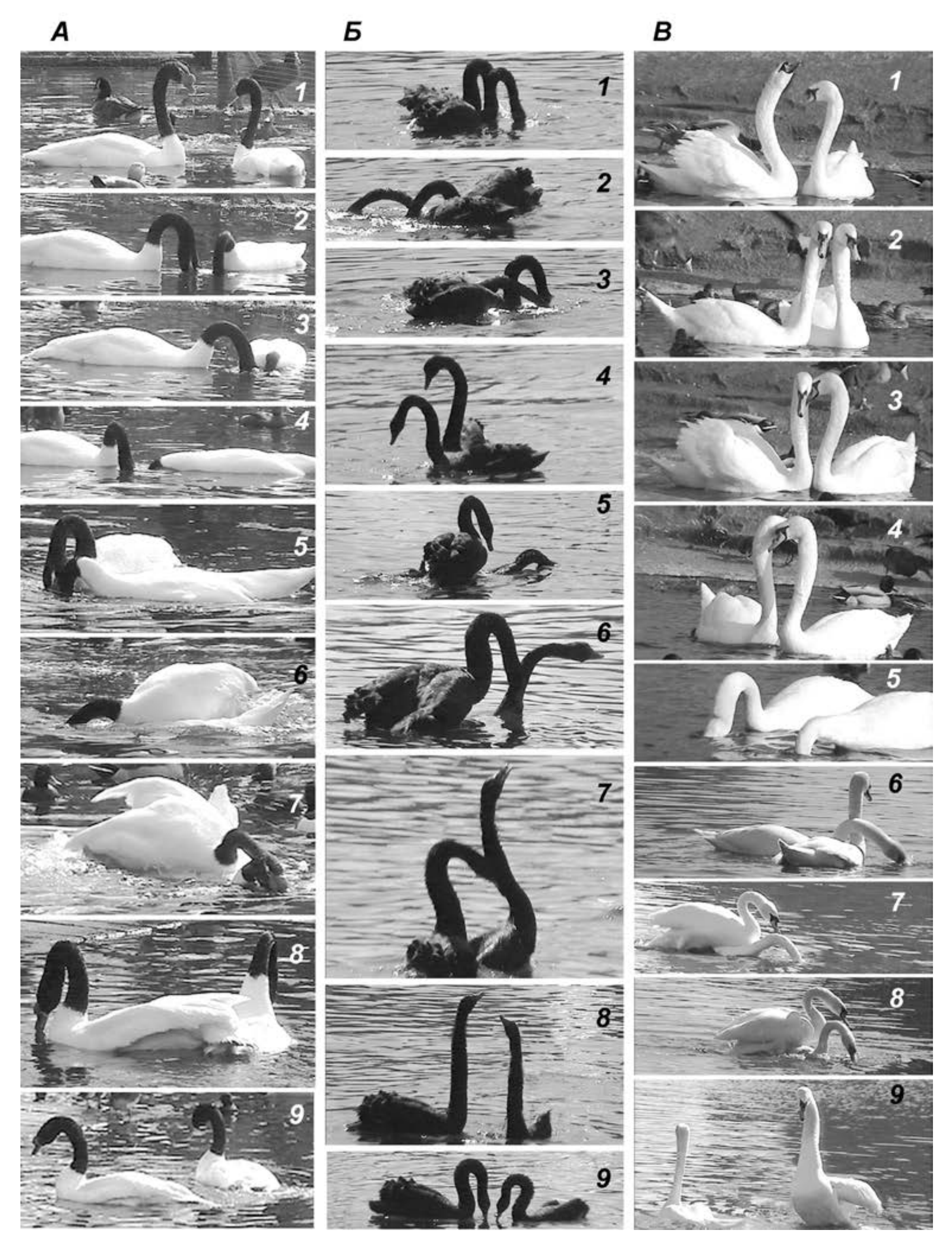


Рис. 6. Последовательность событий во взаимодействиях при копуляции у черношейного лебедя (*А*), черного лебедя (*Б*) и шипуна (*В*).

Соприкосновение партнеров основаниями шей и служат, по-видимому, стимулом к началу садки. По окончанию садки партнеры «топчутся», приподнимая туловище над водой, и поворачиваются «лицом» друг к другу. В этот момент они могут соприкасаться грудными отделами. Поза «шея дугой – клюв вниз» заметна в явно редуцированном виде. Иногда по окончании спаривания можно наблюдать элементы предкопуляционного поведения (плавные синхронные поклоны с поворотами головы).

Кликун, тундровый лебедь, трубач

У этих видов последовательность поведения при спаривании подчиняется единой схеме, наиболее простой и экономичной по сравнению с тремя другими видами. Предкопуляторные взаимодействия ограничиваются совместными ныряниями, которые прогрессивно синхронизируются. Перекрест шей наблюдается лишь в редких случаях и выглядит как случайное событие, обязанное попросту близкому расположению партнеров друг относительно друга. Однако такое случайное соприкосновение явно стимулирует самца к началу садки. У всех трех видов северных лебедей взаимодействие завершается «вертикальной стойкой» с поворотом партнеров «лицом» друг к другу (как у шипуна). По данным наблюдений за двумя парами кликуна (в одной из которых возраст самца составлял 2 года) это поведение имеет не вполне законченный характер.

Особенность поведения тундрового лебедя состоит в том, что у обоих партнеров в преддверии копуляции второстепенные маховые приподняты над спиной. Это может свидетельствовать о более низком пороге проявления этой реакции в данном контексте по сравнению с двумя другими видами «северных» лебедей. У кликуна и трубача названный ЭДА наблюдается лишь по окончании копуляции. Кроме того, у трубача посткопуляционные взаимодействия включают в себя слабо выраженные латеральные повороты головы (рис. 7), чего мы не наблюдали у кликуна и тундрового лебедя, у которых данный ЭДА несомненно присутствует в церемонии приветствия (рис. 5).

У всех трех видов «северных» лебедей поза «шея дугой – клюв вниз» отсутствует.

Обсуждение

При попытке сопоставить наши результаты с литературными данными мы сталкиваемся с проблемой описания, упомянутой нами во введении. Описания, основанные на интерпретации демонстраций в немногих функциональных терминах (например, угрожающие или половые) сильно затрудняют возможность составить исчерпывающий каталог поведения видов и провести строгие межвидовые сопоставления. В традиционных описаниях поведения лебедей типичными примерами такого подхода служат демонстрации «церемония приветствия» и «триумф» (Scott and Wildfowl Trust, 1972). Авторы, пользующиеся этой терминологией, и сами отмечают, что у шипунов, например, демонстрации при «триумфе» (наблюдаемом у членов сформированной пары после успешного завершения территориального конфликта) сходны по форме с позой угрозы, а у «северных лебедей» церемонию триумфа удается отличить от «приветствия» и агрессивных демонстраций только по контексту, но не по структуре используемых сигналов. Наконец, у черного лебедя «триумф», согласно такого рода описаниям, входит в перечень взаимодействий при формировании пары. Дополнительную путаницу вносит тот факт, что у всех видов белых лебедей помимо указанного существует и другое «приветствие» – латеральные повороты головы.

В силу всего сказанного в настоящем сообщении большое внимание было сконцентрировано преимущественно на тех сигналах, которые используются лебедями в ходе их повседневной активности, то есть в тех ситуациях, когда влияние социального контекста на линию поведения птиц можно считать минимальным. Следует подчеркнуть, что эта

тема практически не затронута в тех описаниях поведения лебедей, которые выполнены в традициях классической описательной этологии (см., например, Johnsgard, 1965). Это обстоятельство сильно обедняет не только эти описания как таковые, но и всю эмпирическую базу последующего сравнительно-этологического анализа.

Для нас совершенно очевидно, что все описанные элементы второго уровня организации (как и другие, не упомянутые в приведенных примерах) встроены в самые разные поведенческие последовательности (агонистические, «дружеские», половые взаимодействия), а форма их проявления зависит не от знака взаимодействия (негативного при агонистических контактах, позитивного – при половых), а от уровня общей активации коммуникантов и, соответственно, от напряженности социального контекста.

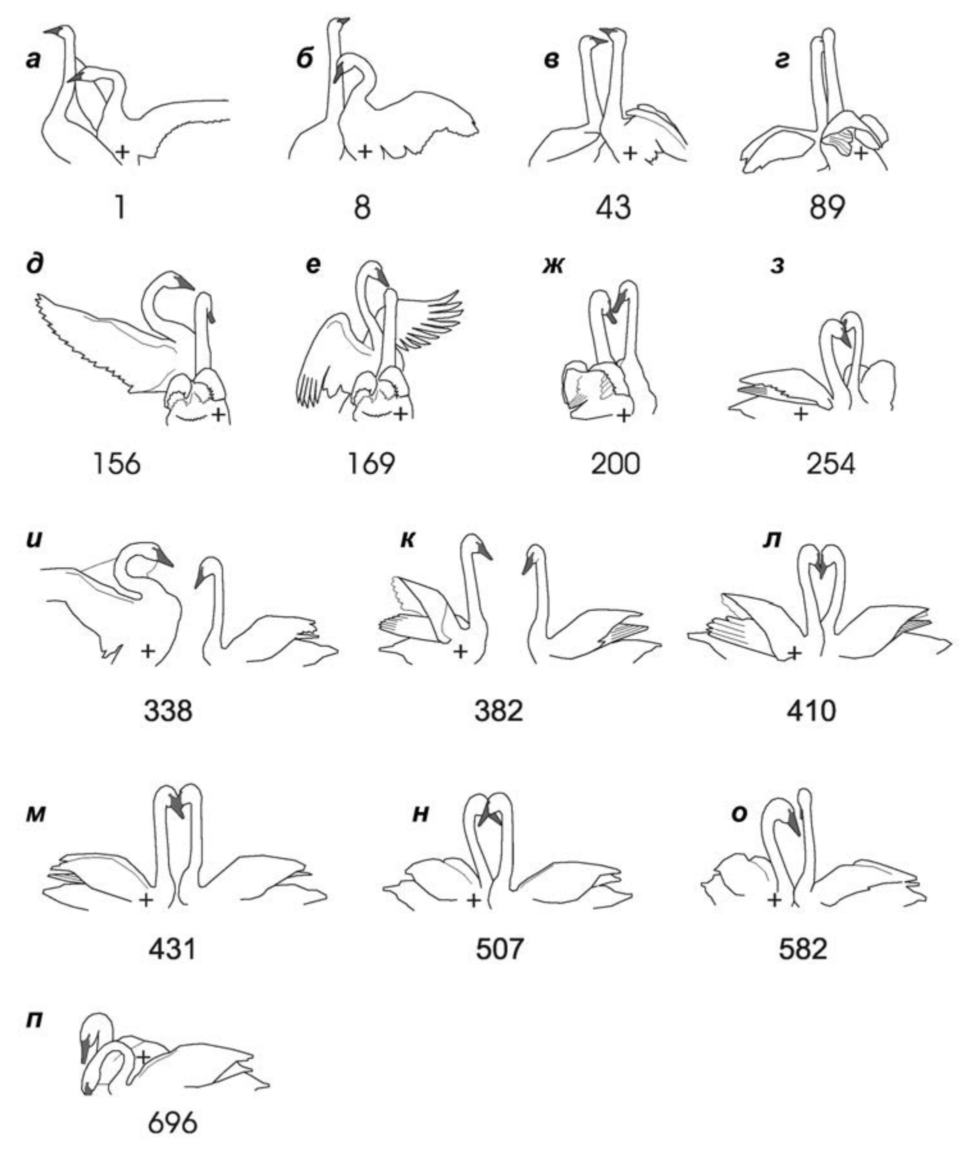


Рис. 7. Последовательность событий в посткопуляционном взаимодействии у трубача. Крестиком обозначен самец. Цифры – номера видеокадров при скорости съемки 25 кадров/с.

Полученные нами данные позволяют высказать несколько предварительных соображений о филогенетических связях лебедей как компактного таксона и уточнить место ряда видов в системе этой группы.

Прежде всего, удалось выявить специфические особенности поведения лебедей Старого Света и Северной Америки как группы, компактной в этологическом плане и определенно отличающейся в этом отношении от близких к ним гусей (мы не включаем в группу типичных лебедей южноамериканского черношейного лебедя – по причинам, о которых речь пойдет ниже). Поведенческие признаки, свойственные только лебедям и не обнаруженные у гусей, – это, во-первых, манера приподнимать второстепенные маховые над спиной в самых различных ситуациях и во-вторых, иной характер поз из арсенала агонистического поведения (сравни рис. 8 с рис. 2А 4 – А 5, 2Б 4 – Б 7). Этот вывод подтверждает точку зрения о возможности выделения лебедей в отдельное подсемейство (Бутурлин, 1935).

При межвидовых сопоставлениях поведения шести изученных видов бросаются в глаза резкие этологические отличия черношейного лебедя от всех прочих изученных ви-

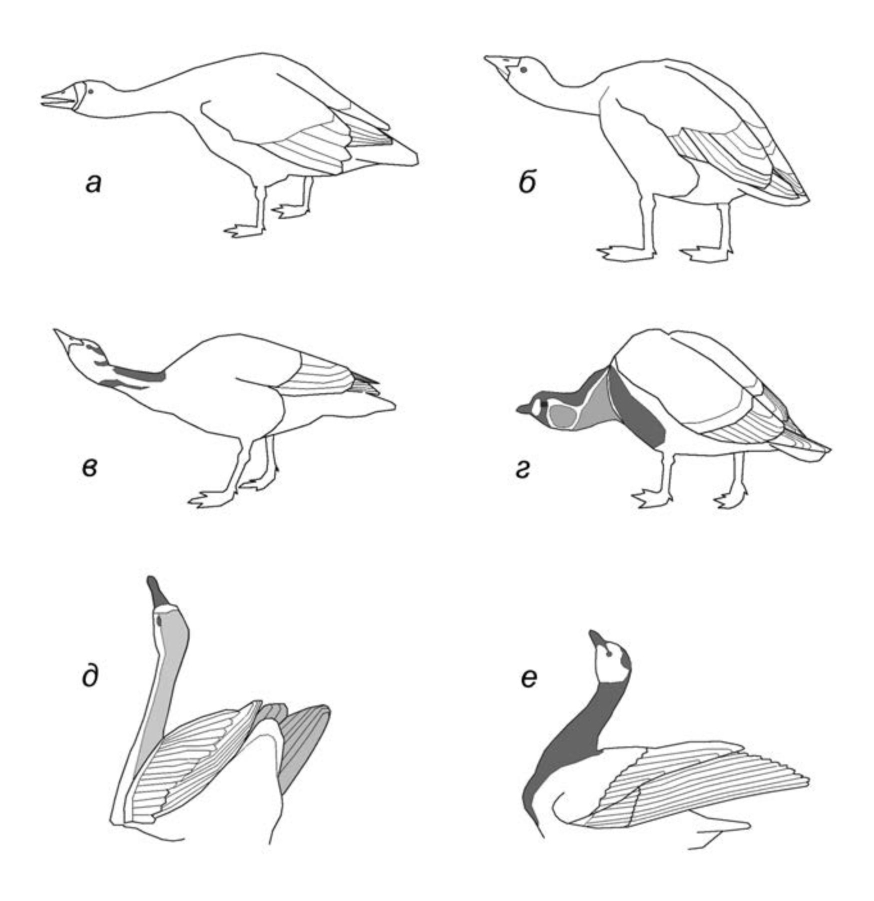


Рис. 8. Типичные угрожающие (*а* – *г*) и посткопуляционные (*д*, *е*) позы у гусей: *а* – белолобый гусь *Anser albifrons*, *б* – серый гусь *A. anser*, *в* – индийский гусь *A. indicus*, *г* – краснозобая казарка *Branta ruficollis* (сравни с позами угрозы у лебедей (рис. 2*А 4-5*, *Б 4-7*); *д* – сухонос *Cygnopsis cygnoides*, *е* – белощекая казарка *Branta leucopsis* (*а – в, д* – по кадрам видеосъемки в Московском зоопарке, *г*, *е* – по Johnsgard, 1965).

дов. Уникальная особенность этого вида состоит в том, что захват головы самки при спаривании происходит еще до садки. Как уже было сказано, головы партнеров при этом находятся под водой, так что при захвате самец, возможно, руководствуется не только (или не столько) зрением, сколько тактильными сигналами. Этому может способствовать предполагаемое нами присутствие рецепторов в шишке у основания надклювья, которая, как нам удалось установить, не ороговевает и эластична на ощупь. Заметим мимоходом, что такой вариант начала удержания самки самцом при спаривании не описан пока ни для одного другого вида из отряда Гусеобразных. У черношейного лебедя отсутствует ряд других поведенческих признаков, характерных для всех прочих видов лебедей: приподнимание второстепенных маховых, кивки и/или поклоны. Значительным своеобразием отличается также вокализация черношейного лебедя (см. Сообщение 2).

Все это заставляет предположить, что черношейный лебедь представляет собой форму, эволюционно далекую от лебедей и лишь конвергентно сходную с ними (Е.Н. Курочкин, личное сообщение). В пользу этой гипотезы говорит и тот факт, что это единственный вид рода, для которого неизвестны гибриды с другими лебедями (Scott and Wildfowl Trust, 1972)[2]. По особенностям поведения черношейный лебедь далек не только от лебедей, но и от гусей, отличаясь от последних отсутствием «вертикальной стойки» и приподнимания крыльев над спиной у самца после коитуса (см. рис. 8). Здесь стоит заметить, что в Южной Америке, где локализован ареал черношейного лебедя, вообще отсутствуют какие-либо виды настоящих гусей.

Среди лебедей Старого Света явно особняком среди прочих видов стоит черный лебедь, хотя по некоторым признакам поведения его удается отчасти сблизить с шипуном (см. табл. 2 и рис. 2*Б* и 2*В*).

Автохтонный ареал шипуна располагается ближе всего к предполагаемому центру формирования группы лебедей Старого Света – это озера Центральной Азии. С учетом этого обстоятельства шипуна можно рассматривая как некий «центральный» вид. Соответственно, намечаются возможные генеалогические его связи с другими видами лебедей Старого Света. В поведении шипуна мы находим признаки, характерные как для черного лебедя (например, приподнимание второстепенных маховых в позе угрозы), так и для северных представителей группы (латеральные повороты головы).

Вместе с тем в сигнальных репертуарах «северных» лебедей присутствуют элементы, не свойственные шипуну – резкие кивки-поклоны. Эти движения, как правило, сопровождаются вокализацией, поэтому не исключено, что сам характер этих акций связан с особенностями строения вокального тракта и воспроизводства звуков. Характерные для шипуна повороты головы присутствуют в репертуаре «северных» лебедей в сильно редуцированном виде.

Кроме того, в использовании этих ЭДА обнаруживаются существенные видовые различия. Так, у шипуна повороты головы служат единственным элементом приветствия. Что касается северных лебедей, то у них интересующие нас движения наблюдаются лишь в «слабом варианте» церемонии приветствия, а при более высоком уровне возбуждения такого рода контакты сопровождаются синхронизированными кивками с вокализацией с ритмичными движениями частично или полностью расправленных крыльев. Ничего подобного мы не обнаруживаем у шипуна. Резкие различия между шипуном и северными видами существуют также в моторике агонистического поведения (см., например, рис. 2 *А4– А 5* и *Б6 –Б 7*) и в вокализации.

И, наконец, наши данные показывают, что кликун и малый лебедь по характеру моторики несравненно ближе друг к другу, чем каждый из них по отношению к тру-

---

[2] О естественных гибридах говорить здесь не приходится, поскольку ареал черношейного лебедя полностью изолирован от ареалов всех прочих видов лебедей. Однако есть сведения о двух гибридах с шипуном из зоопарка г. Турин в Италии (McCarthy, 2006: 98).

бачу (рис. 3, 4). Тот же вывод следует из сопоставления вокальных сигналов (см. Сообщение 2). Таким образом, можно без колебаний утверждать, что кликун и трубач представляют собой самостоятельные виды, а не подвиды *C. c. cygnus* и C. c. *buccinator*, как полагают некоторые систематики.

Что касается темы эволюции полового поведения, то полученные материалы свидетельствуют о явном упрощении ритуала спаривания в молодой ветви таксона лебедей (северные виды) по сравнению с видами более древними (каковыми, на наш взгляд, являются черный лебедь и шипун). Логически это вполне оправдано, поскольку короткая подготовка к спариванию представляется более выгодной как энергетически, та и в качестве надежной антихищнической стратегии. Этот вывод ставит под сомнение бытующее представления об имманентном усложнении сигнальных репертуаров в ходе их эволюции за счет процесса ритуализации (см. например, Moynihan, 1970 и критику этих взглядов в работе: Панов, 1983).

Следующие сообщения будут посвящены анализу звукового репертуара и брачного поведения, которого мы здесь лишь коротко коснулись, пытаясь продемонстрировать неразрывную связь «повседневных» и функционально окрашенных двигательных актов в поведении лебедей. Кроме того, планируется провести сравнительный молекулярно-генетический анализ всего этого таксона.

Литература

Бутурлин С.А. 1935. Полный определитель птиц СССР 2. М.: КОИЗ. 282 с.

Всемирная стратегия охраны животных зоопарками. Роль мировой сети зоопарков и аквариумов в глобальной охране животных. IUDZG, IUCN/SSC. – 1993, гл.10.

Ежегодный отчет. Информационно-справочный материал о работе Московского зоопарка в 2003 году (в 2001 и 2002 годах). М.: 2002: 304 с.; 2003: 240 с.; 2004: 368 с.

Курочкин Е.Н. Птицы Центральной Азии в плиоцене. Труды советско-монгольской палеонтологической экспедиции 26. М.: Наука. 120 с.

Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с.

Панов Е.Н. 1983. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных. С. 5-70 в: Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Зоология позвоночных, т. 12, Проблемы этологии наземных позвоночных.

Панов Е.Н. 2005. Судьбы сравнительной этологии. Зоол. журн. 84(1): 104-123.

Cramp S. (ed.), 1980. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic 1. Oxf.-L.-N.Y.: Oxford Univ. Press. 772 p.

Evans M.E. 1977. Notes on the breeding behaviour of captive whistling swans. Wildfowl 28: 107-112.

Geist V. 1966. The evolution of horn-like organs. Behaviour 27: 175-214.

Heinroth O. 1911. Beitrдge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden.: Proc. V. Inter. Ornith. Congr. (Berlin): 598-702.

Heymer A. 1977. Ethologisches Wцrterbuch (Deutch, English, Franzцsisch). Berlin, Hamburg: Paul Parey Verlag. 238 S.

Hoy J. del., Elliot A., Sargatal J. (eds) 1992. Handbook of the birds of the world 1. Lynx Editions. 696 pp.

Johnsgard P. 1965. Handbook of waterfowl behaviour. London: Cornell Univ. Press, Constable Co., Ltd. 378 p.

Limpert R.J., Earnst S.L. 1994. Tundra Swan. The birds of North America 89: 1-19.

Lorenz K. 1941. Verglieshende Bewegungsstudien an Anatinen J. Ornithol. V. 89 (Suppl.): 194-294.

Lorenz K. 1951–1953. Comparative studies on the behaviour of the Anatinae. Avic. Mag. 57: 157-182; 58: 8-17, 61-72, 86-94, 172-184; 59: 24-34, 80-91.

McCarthy E.M. 2006. Handbook of avian hybrids of the world. Oxford Univ. Press. 583 p.

Moynihan M. 1970. Control, suppression, decay, disappearance and replacement of displays. J. Teor. Biol. 29: 85-112.

Scott P. and Wildfowl Trust. 1972. The swans. London: Michael Joseph Ltd. 240 p.

28. Сравнительная этология лебедей (*Cygnus*, Anseriformes) мировой фауны

2. Акустические компоненты поведения[1]

Внутри обширного отряда Гусеобразных лебеди выглядят на первый взгляд весьма компактной группой, что дает основание большинству систематиков рассматривать все шесть видов мировой фауны в составе единого рода *Cygnus*. При этом, однако, морфобиологический облик и особенности поведения разных видов указывают на то, что степень их филогенетической близости варьирует в широком диапазоне. На одном полюсе мы находим сравнительно молодые виды «северных лебедей», дивергировавшие, вероятно, на протяжении плейстоцена (Курочкин, 1985). Это кликун, *Cygnus cygnus*, тундровый лебедь, *C. columbianus*, и трубач, *C. buccinator*. Другой полюс представлен древними видами, характер географического распространения и высокая степень дифференциации которых позволяет предполагать даже полифилетическое их происхождение. Мы допускаем мысль, что южноамериканский черношейный лебедь, *C. melanocoryphus*, может иметь лишь конвергентное сходство с двумя видами Старого Света: черным лебедем, *C. atratus* (Австралия), и шипуном, *C. olor* (южная часть Евразии). Более подробно взгляды разных исследователей на систематику лебедей изложены в нашем предыдущем сообщении (Панов, Павлова, 2007).

К лебедям принято относить также монотипический род *Coscoroba* (южноамериканский вид *C. coscoroba*). По мнению Бутурлина (1935), это «настоящая утка во всех отношениях». Это суждение кажется весьма справедливым, в том числе и с учетом данных по вокализации этого вида. Поэтому далее мы рассматриваем в составе подсемейства Cygninae 6 видов лебедей, перечисленных выше.

Уточнить таксономическую структуру этой группы может помочь применение современного сравнительно-этологического анализа (в дополнение к данным морфологии, палеонтологии и молекулярной систематики). Описания поведения лебедей можно найти в крупных сводках по птицам (Cramp, 1980), в обобщающих классических трудах (Johnsgard, 1965; Scott and Wildfowl Trust, 1972), а также в статьях, посвященных отдельным видам. К сожалению, данные по акустическому поведению лебедей, приведенные в этих работах, чрезвычайно скудны, а продуктивные сопоставления вообще отсутствуют.

Данное сообщение, второе в серии запланированных публикаций, посвящено типологизации и сравнению акустических компонентов сигнального поведения всех 6 видов лебедей мировой фауны.

Материал и методы

В течении четырех весенних сезонов (март–июнь) 2002–2005 гг. наблюдали за лебедями, содержащимися на прудах Московского зоопарка (все 6 видов мировой фауны и гибрид кликуна и шипуна). В зоопитомнике Московского зоопарка близ пос. Сычево (Московская обл., Волоколамский р-н) на небольшом исусственно созданном озере объектом исследований послужили малые лебеди (*C. columbianus bewickii*) и шипуны, условия содержания которых здесь близки к естественным. То же можно сказать о кликунах, постоянно живущих на водоемах заповедника Аскания-Нова, где мы собирали материал с 31 марта по 7 апреля 2005 г. Под наблюдением в разное время находились птицы различного возраста (от птенцов предыдущего года рождения до особей в возрасте до 20–22 лет). Среди лебедей каждого данного вида всегда присутствовала по крайней мере одна размножающаяся или сформировавшаяся пара.

---

[1] Е.Н. Панов, Е.Ю. Павлова. Зоол. журн. 2007 86(6): 709-738.

В период исследований большинство птиц не были помечены индивидуально, поэтому работа выполнена в основном на анонимном материале. Однако для каждого вида записи получены не менее чем от двух разных особей. Для проведения дальнейших наблюдений на прудах зоопарка было проведено мечение лебедей номерными кольцами, а тундровые лебеди в зоопитомнике были помечены шейными ошейниками зимой 2004–2005 гг.

С помощью видеокамер Sony CCD-TR570E и CCD-TR3400E фиксировали все формы двигательной и акустической активности, уделяя специальное внимание социальным взаимодействиям, в особенности – брачному поведению. Наблюдения проводили в разное время дня в период с 8.30 до 19.00, выделяя «фокальную» птицу, «фокальные» пары или группы птиц. Переход с одного «фокального» объекта на другой был обусловлен сменой форм активности наблюдаемых птиц.

Звуковые сигналы переписывали на магнитную пленку с видеозаписей, что позволяло, в частности, визуально контролировать принадлежность конкретного вокального сигнала определенной особи. Этот прием позволяет идентифицировать звуки, подающиеся птицами во время дуэтов. Всего обработано 33 видеокассеты (общая продолжительность записей 49,5 ч). Часть фонограмм получена с применением портативных магнитофонов Sony TCM-30V и Sony BM-21. Анализ звуковых сигналов проведен с применением компьютерной программы визуализации звука SpectraLab.

Более подробные сведения о количестве особей, находившихся под наблюдением, и о деталях коллектирования данных приведены в Сообщении 1 (Панов, Павлова, 2007).

Поскольку в большинстве случаев распределение длительностей сигналов в выборках значительно отличалось от нормального, для характеристики вариационных рядов мы использовали значения медианы (Me).

Результаты

Вокализация каждого изученного вида складывается из сигналов разной степени структурной сложности. Чтобы представить себе видоспецифическую вокализацию не в качестве некой суммы акустических сигналов, но как системное образование со своей внутренней логикой, мы попытались построить классификацию звуков, общую для всех видов лебедей. В противном случае задача содержательного сопоставления акустических репертуаров разных видов не могла бы быть решена. Дело в том, что эти репертуары зачастую оказываются весьма несходными, и не только по частотно-временным характеристикам звуков как таковых. Принципиальные межвидовые различия обнаружены также в общей картине организации звуковых рядов. Исходя из сказанного, мы начнем не с сопоставления каталогов видоспецифических репертуаров, а с последовательного сравнения их компонент, относящихся к той или иной из выделенных нами структурных категорий.

Приведем перечень этих категорий, ранжированных по степени возрастания их структурной сложности:

1.Базовые элементы вокализации. Это короткие звуки с устойчивой спектральной структурой. В случае их вариативности (свойственной лишь части видов) бывают затронуты преимущественно временные характеристики сигнала, в основном – его общая продолжительность. Мы называем эти сигналы базовыми на следующем основании. Несколько упрощая картину, можно сказать, что у каждого вида все разнообразие вокализации базируется, по сути дела, на двух простых операциях: на удлинении такого рода сигналов либо на объединении их в конструкции разного уровня сложности. Обе эти операции могут функционировать параллельно.

К числу базовых элементов мы относим два типа звуков: *простые*, сохраняющие от начала и до конца единство спектральной структуры; и *составные*, в которых фрагмен-

ты разной акустической природы (например, тоновые и импульсные) соединяются встык, без интервала.

2. Компактные комбинации базовых элементов, основанные на дублировании простых сигналов, которые подаются в их стандартной либо модифицированной форме. Модификация может касаться длительности отдельных компонент, изменений в их спектральной структуре либо обоих этих параметров. Паузы между звуками сопоставимы с ними по длительности.

Особый случай компактных комбинаций представляют собой последовательности однотипных звуков, обозначаемые в качестве *серий*. К ним мы относим цепочки звуков, следующих с регулярными интервалами малой длительности. Особенность этих конструкций состоит в том, что слагающие их звуки чаще всего (хотя и не всегда) отличаются от простых сигналов не только по длительности и спектральному составу, но также по характеристикам частотной модуляции.

3. Ансамбли. В данном случае речь идет о последовательности серий, паузы между которыми сопоставимы с паузами между звуками в каждой из этих серий.

4. Звуковые ряды. Этим термином мы обозначаем протяженные во времени последовательности звуков. Сами звуки могут относиться к любой из категорий, перечисленных выше (сигналам простым либо составным, их компактным комбинациям, включая серии, а также ансамбли). Специфика этой категории состоит в том, что во всех случаях интервалы между актами вокализации не имеют очевидного регулярного характера, т.е. могут весьма существенно варьировать по длительности.

Следует заметить, что приведенная классификация условна в том смысле, что на реальном эмпирическом материале границы между выделенными категориями не всегда легко провести. Однако эта схема, при всей ее абстрактности, дает возможность более строгого сравнительного анализа видоспецифических систем вокализации, нежели это доступно традиционному сравнению, строящемуся на сопоставлении одних только сигнальных репертуаров. Сравнение последних приведено в этом сообщении в его финальной части.

Частотно-временные параметры видоспецифических сигналов лебедей

Простые тоновые сигналы

Здесь будут рассмотрены сигналы с гармоническим спектром заполнения. Все они, кроме одного, характеризуются ∩-образной формой огибающей (рис. 1). Основные межвидовые различия в структуре таких сигналов касаются особенностей спектра частотного заполнения и характеристик частотной модуляции. Частотно-временные параметры сигналов этого типа приведены в табл. 1.

Эта таблица нуждается в комментариях, без которых представления о видоспецифичности простых тональных сигналов останутся неполными. У двух видов – черношейного и тундрового лебедей – эти сигналы чрезвычайно стереотипны. В частности, вариации по длительности описанного сигнала первого вида и сигнала «ау» второго сопоставимы с погрешностями при звукозаписи и при анализе сигналов. В противоположность этому у черного лебедя, трубача и, особенно, у кликуна длительность простых сигналов может варьировать континуально в очень широких пределах. Для кликуна размах вариаций длительности простого сигнала (позиция *д* на рис. 9), преобладающего в выборках, показана в пределах от 40 до 150 мс. Однако сигналы с идентичной структурой спектра могут достигать длительности вдвое большей по сравнению с максимальным из этих значений (320 мс). Такого рода посылки имеют существенно иное звучание и формально могут рассматриваться как сигналы иного типа по сравнению с описанными в табл. 3. То же можно сказать относительно вариаций другого простого

Таблица 1. Основные частотно-временные характеристики простых тоновых сигналов лебедей

Вид	*n*	Длительность посылок, мс (размах вариаций и медиана)	Диапазон нарастания несущей частоты, кГц	Диапазон падения несущей частоты, кГц	Интенсивность частотной модуляции	Спектр заполнения, кГц	Зоны максимальной концентрации энергии (римские цифры - номера гармоник)	Зоны концентрации энергии (частоты, кГц, минимум и мксимум)
C. melanocoryphus	27	120 – 150 130	1.1 – 2.1	2.1 – 1.2	+++	1.1 – 6.4	НЧ, I	1.1 – 2.1 3.1- 4.3
C. atratus								
стандартный вариант	15	60 – 140 90	0.8 – 0.8	0.8 – 0.8	(+)	0.8 – 7.0	НЧ, III, IV, V	0.8 3.5 – 5.1
модифицированный вариант	30	70 – 170 100	1.1 – 1.2	1.2 – 1.0	+	1.0 – 7.3	НЧ, I, II, III	1.0 – 4.8
C. olor								
первый фрагмент	18	90 – 220 155	0.5 – 1.0	-	+++		I, II и/или Ш.	0.5 1.5 – 2.7
второй фрагмент	18	160 – 420 355	-	1.5 – 0.8	++ или	min 1.5 max 4.2 – 5.4	НЧ, I	1.5
суммарно по конкретным сигналам	18	380 – 540 485			отсутствует			1.6 –3.5
C. cygnus								
преобладающий сигнал	22	40 –170 120	0.7 – 0.8	0.8 – 0.7	(+)	0.7 – 7.6	НЧ, I, IV, VI	0.7 – 1.6 3.3 – 5.3
менее употребительный сигнал	6	70 – 100 90	0.8 – 1.0	1.0 - 0.9	+	0.8 – 7.0	I, III	1.9, 3.6
C. columbianus								
сигнал 1 (“ау”)	20	150 –190 175	0.5 – 0.8	0.8 – 0.5	++	0.5 - 5.6	НЧ, I, III	0.5 – 1.6 2.8 – 3.2
сигнал 2 (“стон”)	38	150 – 480 380	0.5 – 0.5	0.5 – 0.5	отсутствует	0.5 - 3.0	НЧ	0.5 – 0.6
C. buccinator	36	90 – 240 130	0.4 – 0.4	0.4 – 0.4	отсутствует	0.4 – 5.8	I, X, XI, XII	0.8 4.5 – 5.3

+++ – частотная модуляция интенсивная; ++ – то же, умеренная; + – то же, слабая; (+) – то же, выявляется не всегда? НЧ – Несущая (основная) частота.

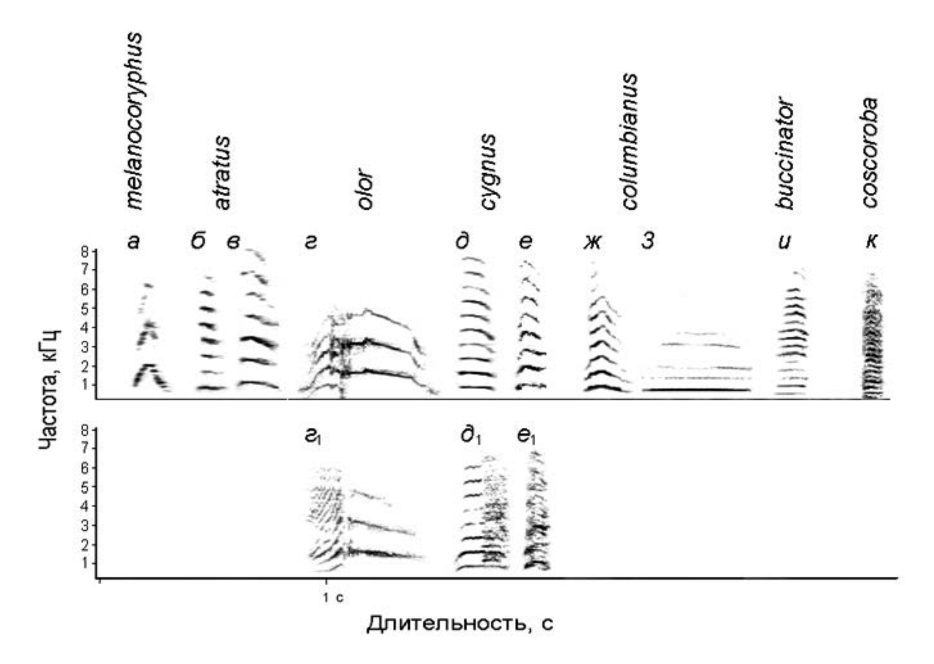


Рис. 1. Простые тоновые сигналы лебедей с гармоническим спектром заполнения. Буквами с нижним индексом показаны варианты сигналов, изображенных в верхнем ряду.

сигнала кликуна (рис. 1, позиция $д_1$). Здесь длительность звуков может меняться как за счет начальной части сигнала с несущей частотой 0,8 кГц, так и в результате удлинения его концевой части (несущая частота 0,4 кГц). Длительность этой терминальной части может изменяться почти в 4 раза – от 60 до 230 мс. Некоторые примеры подобных вариаций будут рассмотрены ниже, при описании всей системы вокализации кликуна.

Как можно заключить из табл. 1, простой тоновый сигнал шипуна подвержен значительной изменчивости. В данном случае это касается не только длительности сигнала, но и его спектральной структуры (см. рис. 1, позиции *г* и $г_1$).

Простые сигналы иной природы

Помимо описанных выше тоновых сигналов в репертуаре 4 из 5 видов лебедей Старого Света имеется шумовой звук, именуемый «шипением». Функционально это сигнал реакции на хищника. У шипуна он зарегистрирован, в частности, в ответ на появление на берегу водоема собаки. Тундровые лебеди издавали шипение во время их кольцевания. Для кликуна этот звук характерен в ситуациях крайней опасности (Cramp, 1980). Только у черного лебедя шипение отмечено во время социальных взаимодействий, именно – между подрастающими птенцами. У нас нет данных относительно присутствия или отсутствия шипения в репертуарах трубача и черношейного лебедя.

Иные простые сигналы, также не обладающие гармоническим спектром, присутствуют в репертуарах лишь двух видов: черношейного лебедя и шипуна. Они интересны тем, что не имеют очевидных гомологов в репертуарах прочих 4 видов. У черношейного лебедя это широкополосный сигнал «сопение», у шипуна – импульсный сигнал «хрюканье», звучащий как сухое тремоло. Частотно-временные характеристики всех этих сигналов приведены в табл. 2.

Таблица 2. Основные характеристики простых сигналов лебедей (негармонический спектр)

Вид	*n*	Длительность, мс	Кол-во импульсов*	Период следования импульсов, мс	Спектр заполнения, кГц	Зоны концентрации энергии, кГц
C. melanocoryphus						
«сопение»	2*	100	-	-	2.0 – 9.0	6.0 – 8.0
C. atratus						
шипение	1**	660	-	-	0.5 – 8.0	3.1 – 3.9
C. olor						
шипение	1**	900	-	-	0.5 – 6.8	0.5 4.4 – 4.7
«хрюканье»	9	100 – 390 290***	5 – 16 14***	15	0.2 – 5.0	0.2 – 0.6 1.8 – 2.1
C. columbianus						
шипение	15	1790 -3200 2465***	-	-	0.4 – 6.4	2.2 – 2.7

* Сигнал обычный в брачный сезон, но очень тихий и поэтому труден для качественной записи. ** Редко воспроизводимые сигналы. *** Приведены размах вариации и медиана.

Составные сигналы

К сигналам этой категории мы относим акустические конструкции, в которых составляющие их звуки объединяются встык, без разделяющей их паузы. Они могут состоять из простых сигналов первого уровня (шипун) либо включают в себя, помимо них, также звуки, которые никогда не используются сами по себе (черношейный лебедь).

Как следует из сказанного выше, в репертуаре шипуна присутствуют три простых сигнала – тоновый (табл. 1), импульсный («хрюканье») и шипение (табл. 2). Первые два из них, комбинируясь в разных сочетаниях, используются для построения составных сигналов (рис. 2*А*). Данные о структуре этих звуков и о количественном соотношении в частоте их использования будут приведены в разделе, посвященном описанию акустического поведения данного вида.

На рис. 2 и в табл. 3 показаны также варианты весьма своеобразного составного сигнала из репертуара черношейного лебедя. В нем к простому частотно-модулированному сигналу (рис. 1*а*) добавляются без пауз от одной до 2–3 низкочастотных посылок, лишенных частотной модуляции. Частотно-временные характеристики этого сигнала приведены во второй части статьи, в разделе, посвященном описанию репертуара черношейного лебедя.

Описанные составные сигналы из акустических репертуаров черношейного лебедя и шипуна можно с определенной долей условности назвать жестко организованными, поскольку они строятся как бы по заранее заданному шаблону. Значительно большую вариативность допускают составные сигналы иного типа, присутствующие в системах вокализации кликуна и тундрового лебедя.

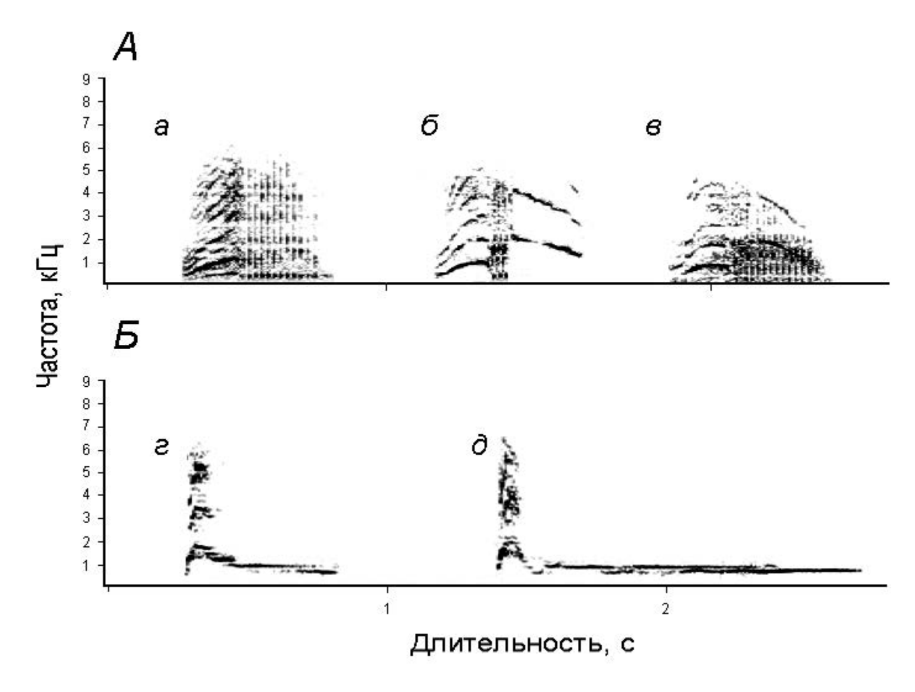


Рис. 2. Варианты составных сигналов шипуна (*А*) и черношейного лебедя (*Б*).

В частности, у первого из этих видов такие составные сигналы могут быть как гетеро-, так и гомотипическими. Первые подаются обычно в форме отдельных «выкриков» наряду с одиночными простыми сигналами. Эти выкрики построены, по сути дела, на основе простых сигналов, которые в составе таких конструкций модифицированы в большей или меньшей степени (рис. 3*А*).

Таблица 3. Частотно-временные параметры составного сигнала черношейного лебедя

Фрагмент	*n*	Длительность, мс*	Диапазон нарастания несущей частоты, кГц	Диапазон падения несущей частоты, кГц	Спектр заполнения, кГц	Зоны максимальной концентрации энергии (НЧ, гармоники)	Зоны Концентрации энергии (частоты, кГц
Первый	15	80–240 100	1.1 – 2.1	2.1 – 1.2	1.1 – 6.4	НЧ, I	1.1 – 2.1 3.1- 4.3
Второй	15	150–690 220	нет	нет	0.9	НЧ	0.9
Третий	12	90 –640 220	нет	нет	0.6 – 0.7	НЧ	0.6 – 0.7
Сигнал в целом	15	270– 930 590					

* Показаны размах вариаций и медиана.
НЧ – несущая частота.

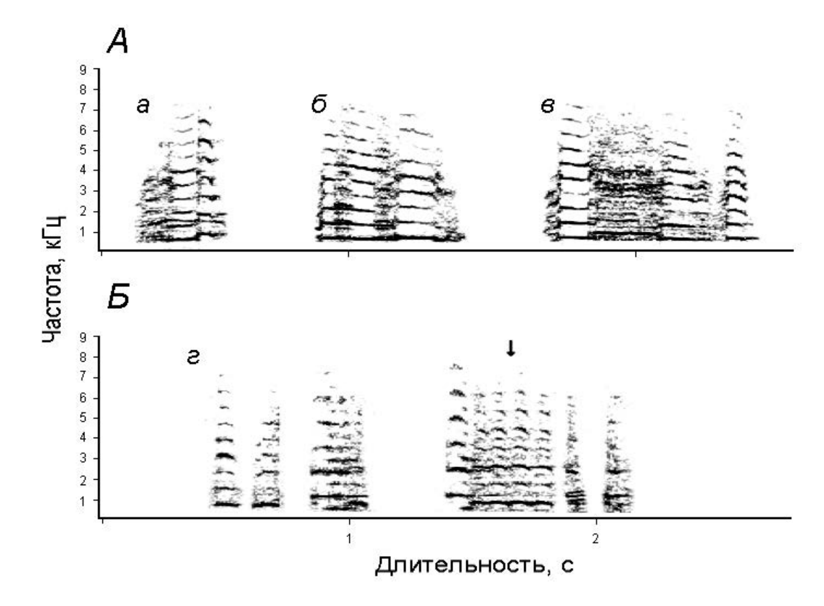


Рис. 3. Варианты составных сигналов кликуна типа «выкриков» (*А*) и способ конструирования составного сигнала (показан стрелкой) в «песне» (*Бг*).

Типичный способ воспроизведения гомотипических составных сигналов у кликуна состоит в следующем. Сначала птица подает стандартный простой сигнал, который при повторении удлиняется, после чего следует плотная пачка звуков того же характера, не разделенных паузами и слагающихся в своего рода тремоло (показан стрелкой на рис. 3*Б*).

Аналогичный способ конструирования составных сигналов наблюдается и у тундрового лебедя. У этого вида, однако, пульсы внутри пачек, подобных описанным для кликуна, обычно заметно разнятся по свом частотно-временным характеристикам (рис. 4*д*). Это обстоятельство является следствием того, что для вокализации тундрового лебедя, в отличие от таковой кликуна, вообще характерна резко выраженная частотная модуляция.

Построение составных сигналов путем объединения простейших базовых элементов «встык» имеет место также у трубача, где переход от единичной посылки к гомотипической пачке пульсов того же характера оказывается наиболее стандартной вокальной операцией (см. рис. 4*в*).

Компактные конструкции, основанные на дублировании простых сигналов

Простейший вариант данной категории сигналов – это цепочка из двух однотипных посылок, разделенных интервалом, который сопоставим с длительностью каждой из них. Естественно ожидать, что в качестве самих посылок чаще всего выступает видоспецифический простой сигнал.

Оказалось, однако, что эта элементарная операция единовременного дублирования простого сигнала используется в акустических системах всего лишь трех видов лебедей, именно, черношейного, кликуна и трубача (рис. 4*А*). При этом у кликуна наблюдается тенденция к слиянию последовательных посылок, то есть к перерастанию пачки

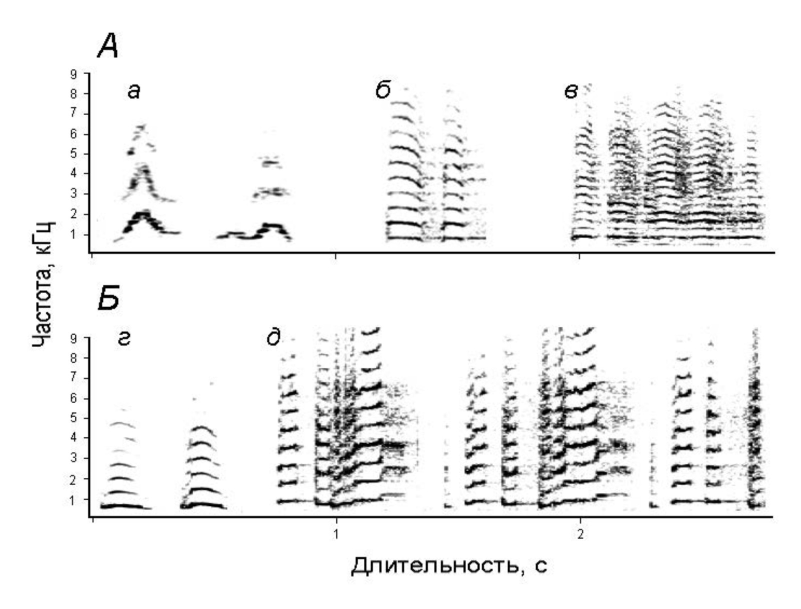


Рис. 4. Гомотипические (*А*) и гетеротипические (*Б*) составные сигналы. У черношейного лебедя (*а*), кликуна (*б*) и трубача (*в*) простой тоновый сигнал дублируется почти без изменений. У тундрового лебедя простой тоновый сигнал (*г*) сильно модифицируется, когда объединяется в конструкции типа составного сигнала (*д*).

таких дублируемых сигналов в составной сигнал, лишенный разделительных пауз (см. предыдущий раздел). Еще в большей степени эта тенденция выражена у трубача, у которого одновременно с исчезновением интервалов между посылками обычно происходит увеличение их числа с двух до 4–5 (рис. 4*Ав*).

У трех других видов (шипуна, черного и тундрового лебедей) повторение простого сигнала в его стандартной форме возможно лишь после паузы, протяженность которой существенно превышает длительность самого звука. Среди этих трех видов только в лексиконе тундрового лебедя присутствуют конструкции, внешне напоминающие гомотипический комбинированный сигнал (рис. 4*д*). Однако, во-первых, эти конструкции всегда объединены в серии, именуемые нами «воркованием». И, во-вторых, посылки, из которых слагаются эти комбинированные сигналы, значительно короче (по крайней мере вдвое) простого сигнала «ау» и имеют принципиально иные характеристики частотной модуляции (сравни позиции *г* и *д* на рис.4*Б*).

До сих пор речь шла о дублировании однотипных звуков (сигналы гомотипического характера). Компактные гетеротипические сигналы обнаружены в лексиконах двух видов – кликуна и тундрового лебедя. Эти сигналы, звучащие как тихое «ку-ку», безошибочно опознаются на слух, хотя и весьма изменчивы по своим структурным характеристикам. У обоих видов они состоят, как правило, из двух посылок, разделенных короткой паузой. которая существенно варьирует по длительности. Однако в наших фонограммах присутствуют также сигналы, включающие в себя 3 посылки (реже – 4 или 5). В гетеротипических вариантах этого сигнала первый фрагмент представлен звуком с широким заполнением спектра («звонким»), а второй – низкочастотным («глухим»). В других случаях сигнал может состоять только из звонких звуков либо только из глухих. Например, в одноразовой записи вокализации особи американского подвида тундрового лебедя (*C. c. columbianus*) эти три варианта сигналов представлены в соотношении 7:11: 8.

Более подробно принципиальное сходство этих сигналов у кликуна и тундрового лебедя, а также межвидовые различия в характере данных звуков мы обсудим в разделах, посвященных акустическому поведению этих видов.

Серии

Напомним, что в нашей классификации серии определены как цепочки звуков, следующих с регулярными интервалами малой длительности. По признаку продолжительности пауз серии можно подразделить на «рыхлые» и «компактные». В вокализации черношейного, черного лебедей и шипуна присутствуют лишь серии первого типа, в которых продолжительность пауз существенно превышает длительность разделяемых ими звуков (в 2.3–8.6 раз). Важно и то, что такого рода конструкции чрезвычайно редки в вокализации черношейного лебедя и шипуна. Что касается черного лебедя, то у него этот вариант вокализации сопровождает в форме дуэтов эпизодические парные демонстрации, направленные на поддержание единства семейной пары.

Истинные, компактные серии представляют собой весьма значимый компонент вокализации у трех «северных» видов – трубача, кликуна и тундрового лебедя. У этих видов парные взаимодействия половых партнеров, так называемые «церемонии триумфа», резко отличаются от функционально соответствующих им демонстраций трех других видов. Своеобразие моторного компонента церемоний триумфа у северных видов состоит в ритмично организованных движения крыльев и головы (подробнее см. Панов, Павлова, 2007). Каждый цикл этих движений сопровождается звуковым сигналом. Таким образом, именно характер моторики данных демонстраций определяет ритмический характер их вокального аккомпанемента. Подчеркнем, что число звуковых посылок в серии может широко варьировать в зависимости от уровня мотивации особи в данный момент. При высоком уровне мотивации каждый из партнеров может дублировать подаваемые им звуки до 25 раз. В этом отношении протяженные во времени компактные серии северных видов резко отличаются от коротких рыхлых серий черного лебедя и шипуна, воспроизводимых ими в контексте парных взаимодействий. Примеры ритмической организации интересующих нас компактных серий приведены на рис. 5.

У северных видов лебедей серии ритмично следующих друг за другом однотипных звуков выступают в ряде случаев в качестве более или менее согласованных дуэтов. Поскольку длительность самих звуков примерно равна длительности пауз между ними, для каждого из партнеров открывается возможность попадания издаваемого им звука во временной промежуток между звуковыми посылками другого. Этот принцип антифональности используется в дуэтах кликуна и тундрового лебедя. Что касается аналогичных по функции дуэтов трубача, то их следует отнести к полифональному типу, поскольку обе птицы стремятся воспроизводят свои партии одновременнно. Подробнее эти согласованные формы вокализации мы рассмотрим при описании репертуаров означенных видов.

Ансамбли

К этому типу звуковых рядов мы относим такие, в которых наблюдается мгновенный переход между сложно структурированными звуками одного типа и последовательностями сигналов иного звучания. При таком переходе могут резко либо плавно меняться длительности отдельных посылок, их спектральные характеристики и интенсивность частотной модуляции. Пауза между сменяющими друг друга конструкциями сопоставима с паузами между звуками внутри каждой из них (рис. 6). Ансамбли присущи акустическим системам сигнализации всего лишь двух видов лебедей – кликуну и тундровому, в вокализации которых максимально развита способность к вокальной им-

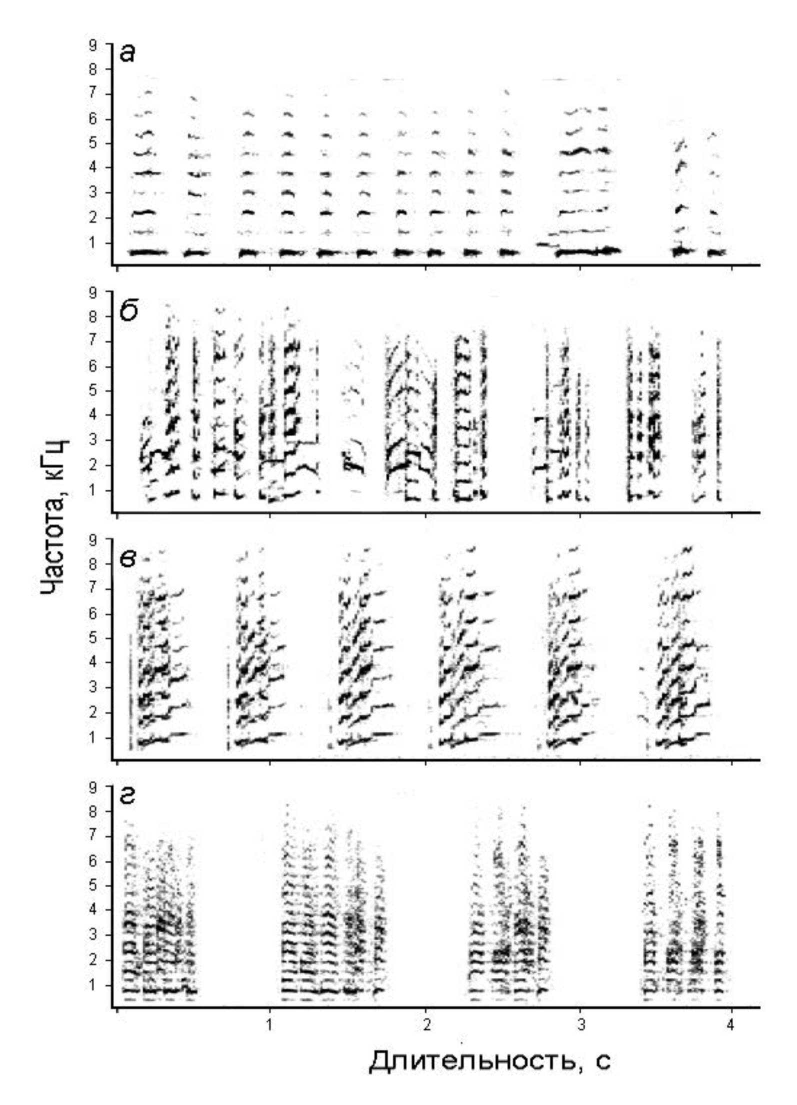


Рис. 5. Примеры серий в вокализации кликуна (*а*), тундрового лебедя («воркование», *б*; «триумф», *в*) и трубача (*г*).

провизации. Функционально ансамбли приурочены к моментам резкого перепада мотивационных состояний. Примером может служить поведение половых партнеров сразу по окончании садки, когда серии посткопуляционных сигналов сменяются иными последовательностями звуков («хриплыми» у кликуна и «воркованием» у тундрового лебедя). Два примера ансамблей показаны на рис. 6.

Видоспецифические репертуары звуков и ситуационная приуроченность сигналов разных структурных типов

Акустические системы изученных видов лебедей заметно различаются по общему разнообразию, степени структурной сложности и по характеру использования сигналов разных типов в коммуникативном процессе. В этом разделе мы остановимся на

видоспецифических особенностях вокализации, касающихся всех трех названных ее аспектов. Поскольку частотный диапазон сигналов всех типов у каждого данного вида определяется, в целом, спектральными характеристиками базовых звуков (табл. 1, рис. 1), в тексте данного раздела мы не будем останавливаться на рассмотрении этих параметров. Схематическое представление спектральных характеристик приведено на сонограммах сигналов, формирующих репертуары всех исследованных видов (рис. 7–9, 11, 15, 16).

Черношейный лебедь

Базовый акустический репертуар этого вида включает в себя 4 типа звуков. Наиболее часто приходится слышать простой тоновый сигнал (рис. 7*а*), который в высшей степени стереотипен. От базовых тоновых элементов всех прочих видов он отличается наиболее выраженной частотной модуляцией и концентрацией энергии в области несущей частоты и первой гармоники. Звучит этот сигнал сравнительно тихо и представляется мало эффективным для дальней дистантной связи.

В еще большей степени это относится к тихому широкополосному сигналу «сопение» (рис. 7*в*), который можно услышать лишь с расстояния в несколько метров. Его частотно-временные характеристики приведены в табл. 2. Звуки третьего типа, названные нами «кудахтаньем», вообще едва слышны. Эти сигналы длительностью около 30 мс подаются по два-три кряду, с паузами длительностью 200…260 мс. Область частотного заполнения сигнала 1.2–1.6 Гц. Важно заметить, что оба эти звука не имеют сколько-нибудь очевидных гомологов в репертуарах прочих видов лебедей.

Уникален для вокализации этого вида также четвертый тип звуков – низкочастотное «ууу». Этот звук не употребляется в качестве самостоятельного сигнала, но лишь в сочетании с простым тоновым сигналом, за которым интересующее нас гудение следует без паузы в однократном либо дублируемом исполнении (см. рис. 2*Б*, 7*б* и табл. 2). Максимальное число повторов этого звука, лишенного частотной модуляции, обычно не превышает 3. При чередовании таких посылок несущая частота каждой последующей понижается на 0.2–0.3 кГц. Как видно из сонограмм, окончание предыдущей посылки может перекрываться с началом следующей.

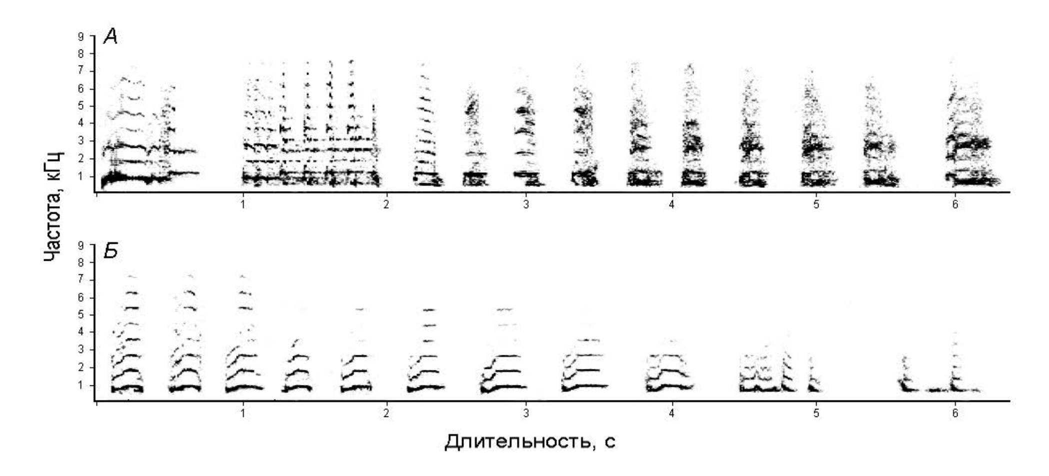


Рис. 6. Примеры ансамблей в вокализации кликуна (А) и тундрового лебедя (Б). В позиции А переход «песни» в серию «хриплых криков». В позиции Б преобразование посткопуляционных криков самца в серию «воркование».

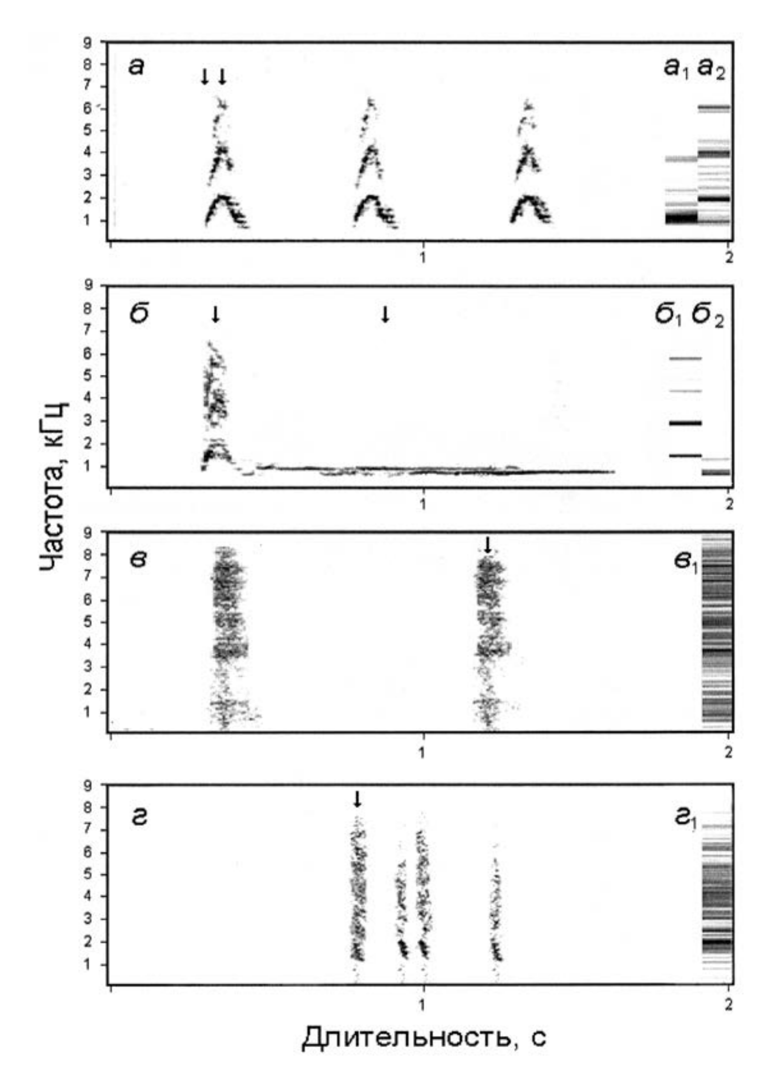


Рис. 7. Репертуар акустических сигналов черношейного лебедя: фрагмент рыхлой серии простых тоновых сигналов (а), составного сигнала «пик-ууу» (б) и сигнала «сопение» (в). Стрелками показаны точки взятия срезов спектральной структуры (правая часть сонограмм, обозначения буквами с нижним индексом).

Только что описанный составной сигнал являет собой, по сути дела, вершину потенций данного вида к комбинированию исходных звуков в более сложные акустические конструкции. Все прочие варианты комбинаторики сводятся к простому дублированию базовых элементов, будь то простой тоновый сигнал, звуки «сопение» или «кудахтанье». Первый может повторяться, формируя плотные пачки из 2-3 (редко 4) посылок. Существенно то, что высокая стереотипность этого звука сохраняется не только при подобном их дублировании, но и в тех случаях, когда он оказывается начальным элементом составного сигнала «пик-ууу». Звуки «кудахтанье» подаются, как мы уже видели, в виде рыхлых серий. Отдельные посылки сигнала «сопение» всегда разделены продолжительными паузами. В виде рыхлых серий воспроизводятся и весьма своеобразные составные сигналы черношейного лебедя.

Лишь однажды за все годы наблюдений удалось услышать и записать серии простых базовых сигналов у одиночной особи черношейного лебедя. На протяжении 6 мин были зафиксированы 17 актов вокализации с интервалами между ними от 4 до 91 с (*Me* = 16 с). Последовательности включали в себя от 1 до 15 звуковых посылок (ср. 5.2, у = 5.3, *cv* 101,9%), разделенных паузами длительностью 370–610 мс (*Me* = 440 мс, *cv* = 15.1%). Можно видеть, что паузы между посылками, длительность которых стандартна (около 160 мс), превышают длительность самих звуков в 2.3–3.8 раз.

Простой тоновый сигнал подается одновременно с характерным для данного вида приподниманием головы. Характер его использования не обнаруживает ни малейшей ситуационной специфичности. Его издают оба члена пары при совместном плавании и, как правило, асинхронно. В начале брачного сезона в подобных ситуациях эти звуки нерегулярно чередуются с одиночными посылками «сопения». Простой тоновый сигнал время от времени издает самец, находящийся около гнезда с сидящей на нем самкой. В этой ситуации наряду с одиночными посылками особенно часто воспроизводятся пачки из 2–3 дублированных звуков.

Отдельные тоновые сигналы либо пачки дублированных звуков нередко можно слышать и от одиночных птиц. Довольно длинная последовательность этих звуков однажды была отмечена у самца во время интенсивного купания, последовавшего за копуляцией. Заметим мимоходом, что вокализация во время купания отмечена только у этого вида. Рыхлые серии, о которых речь шла выше, воспроизводились одиночной птицей, лежавшей на льду (23 января 2005 г).

Создается впечатление, что разнообразие вокализации возрастает ранней весной. Именно в марте получены записи составного сигнала «пик-ууу». Его издавали самец и, реже, самка, плавая в полынье со своими отпрысками прошлого года рождения. Рыхлые звуковые ряды, состоящие из сигналов «сопение» и «кудахтанье», воспроизводились обоими членами пары при постройке гнезда.

Подводя итог описанию акустического поведения черношейного лебедя, можно сказать, что оно с трудом поддается сопоставлениям с системами вокализации прочих видов лебедей. Три из четырех базовых акустических элементов не имеют очевидных гомологов в репертуарах прочих представителей подсемейства. Существенно и то, что, в отличие от черного лебедя и трех северных видов, вокализация полностью отсутствует непосредственно после копуляции. Что касается общего уровня акустической активности, то она в предгнездовой и гнездовой сезоны относительно высока.

Черный лебедь

В отличие от предыдущего вида, почти весь репертуар черного лебедя построен из звуков с единой структурой спектра. Все варианты сигналов, за исключением шипения (рис. 8*д*), можно рассматривать в качестве модификаций простого тонового сигнала. Эти модификации затрагивают длительность сигнала и характеристики частотной модуляции. Оба эти параметра изменяются параллельно. В ситуациях, где можно предполагать повышение эмоциональной напряженности особи, простой тоновый сигнал удлиняется, а частотная модуляция возрастает (рис. 8*б*, *г*).

Мы видим это при эпизодических парных демонстрациях, направленных на поддержание единства семейной пары. Функционально эти демонстрации соответствуют, по-видимому, церемониям триумфа у четырех видов, о которых речь пойдет ниже. У черного лебедя данное взаимодействие сводится к нескольким резким движениям приподнимания клюва, воспроизводимым последовательно (но не вполне синхронно) самцом и самкой. При каждом таком движении особь издает звонкий крик с понижением тона к концу сигнала (рис. 8*б*). Партия каждого участника взаимодействия состоит обыч-

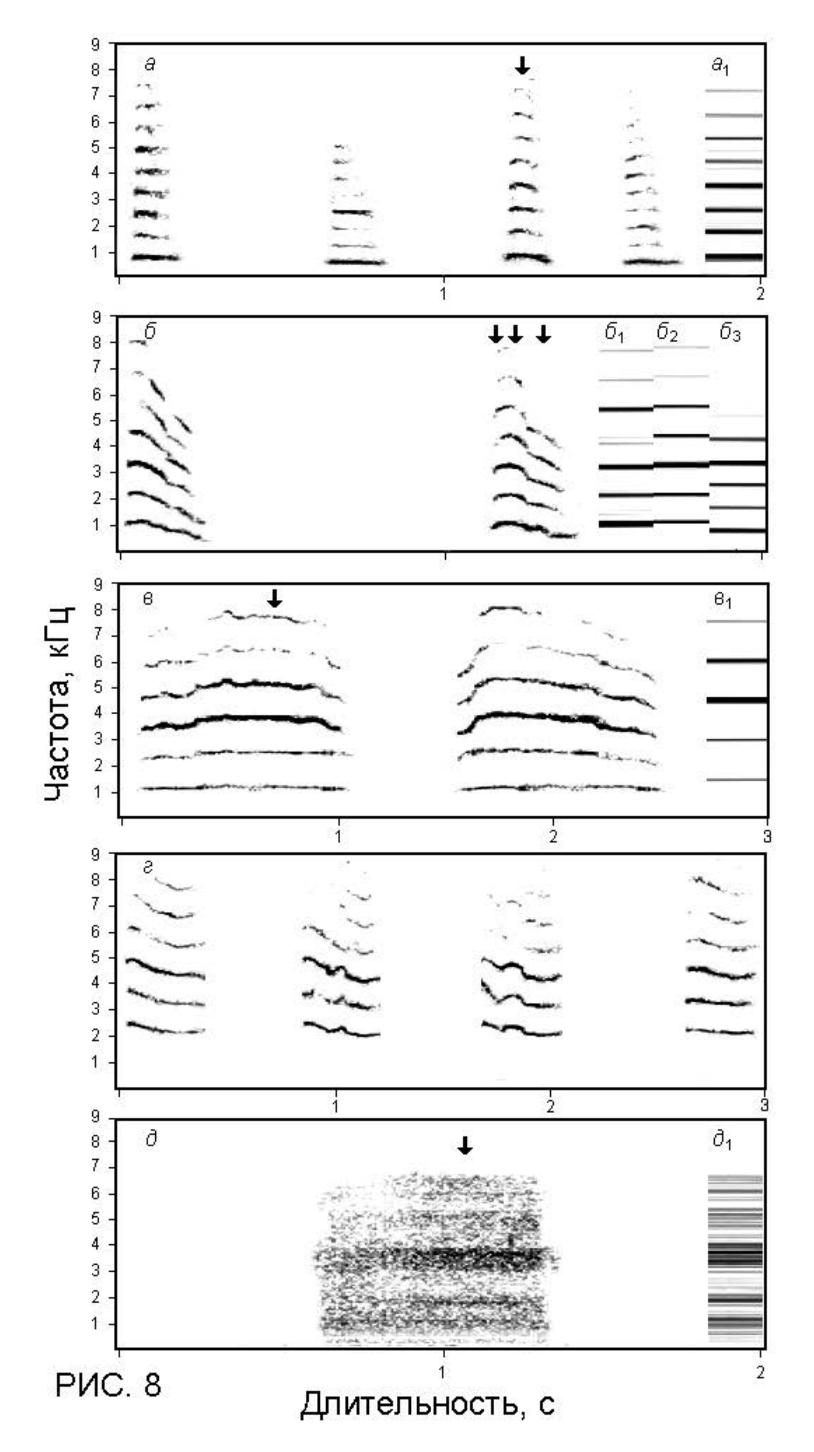


Рис. 8. Репертуар акустических сигналов черного лебедя: варианты простых тоновых сигналов (*а*), их модифицированная версия в дуэтной вокализации (*б*), сигнал тревоги (*в*), серия посткопуляционных криков (*г*), шипение (*д*). Сонограммы в позициях в и г даны с меньшим временным разрешением. Стрелками показаны точки взятия срезов спектральной структуры.

но не более чем из 5 посылок, объединенных рыхлые серии. Продолжительность пауз варьирует от 670 до 1120 мс (*Me* = 860 мс), превышая длительность самих звуков (70–250 мс, *Me* = 100 мс) в среднем в 8.6 раз.

Серии более протяжных звуков того же характера, воспроизводимых одновременно обоими партнерами, сопровождают окончание копуляции (рис. 8*г*). В этих последовательностях звуков длительность посылок выше, нежели в описанных выше дуэтах (210–450 мс, *Me* = 300 мс), а паузы короче (600–770 мс, *Me* = 640 мс). Аналогичным образом, хотя и в большей степени, менялось соотношение длительностей звуков и пауз в трех случаях реакции самца черного лебедя на приближение к его гнезду агрессивно настроенного самца шипуна. Эти вокализации слагались из двух посылок в двух случаях (рис. 17*в*) и из 3 – в одном. Длительность звуков варьировала от 880 до 1070 (*Me* = 960 мс), а пауз между ними – от 430 до 1860 мс (*Me* = 595 мс).

Сказанное свидетельствует о том, что для черного лебедя совершенно нехарактерно объединение базовых акустических элементов в компактные конструкции (например, типа составных сигналов). Говоря об общих особенностях акустического поведения данного вида, стоит заметить, что эти лебеди вообще довольно молчаливы.

Шипун

Как можно видеть из рис. 9, базовые элементы акустического репертуара шипуна представлены тремя простыми сигналами – тоновым (табл. 1), импульсным («хрюканье») и шумовым (шипение) (см. табл. 2). Первые два из них могут объединяться друг с другом в двух разных сочетаниях. Именно, «хрюканье» либо следует без паузы за первым фрагментом тонового сигнала (рис. 17*в*), либо оказывается вставленным между его первым и вторым фрагментами (рис. 9*г*).

Количество импульсов в простом сигнале «хрюканье» варьирует от 5 до 16, *Me* = 14 (табл. 6). В составных сигналах, где этот звук занимает терминальную позицию, эти значения несколько увеличиваются: размах варьирования составляет здесь 11–19 (*Me* = 15). Напротив, в сигналах, в которых тот же импульсный звук располагается между двумя тоновыми, число импульсов резко сокращается – до 1… 7 (*Me* = 2,5). Лишь изредка их количество достигает 10–14, но в этих случаях локализация звуков на сонограмме такова, что создается впечатление синхронной работы двух разных акустических генераторов: один воспроизводит тоновый звук, другой – импульсный.

Некоторое представление о количественных соотношениях в частоте использования названных вариантов можно получить, проанализировав их представленность в одноразовой записи (74 сигнала) вокализации стаи шипунов, состоявшей из 29 молодых особей разного пола (зоопитомник Московского зоопарка): тоновый сигнал (оба фрагмента) – 18 (24.3%); тоновый сигнал (только первый фрагмент) – 1 (1.4%); тоновый сигнал (только второй фрагмент) – 1 (1.4%); импульсный сигнал «хрюканье» – 9 (12.1%); тоновый сигнал (первый фрагмент) плюс импульсный сигнал – 18 (24.3%); Импульсный сигнал между первым и вторым фрагментами тонового сигнала – 27 (36.5%).

Простой сигнал «хрюканье» нередко можно слышать во время брачных демонстраций, предшествующих копуляции, и в парных взаимодействиях, которые функционально соответствуют церемонии триумфа у северных видов лебедей. Этот сигнал подается синхронно с характерным приподниманием клюва. Составной сигнал с терминальным положением данного звука используется в ситуациях тревоги (рис. 9*б*). Впрочем, приведенные выше данные свидетельствуют о том, что все описанные варианты могут присутствовать в одном сеансе вокализации особи, так или иначе чередуясь друг с другом, что указывает на отсутствие строгой их ситуационной специфичности. О том же говорит воспроизведение этих сигналов вне очевидного социального контекста (например, во время чистки оперения одиночной птицей).

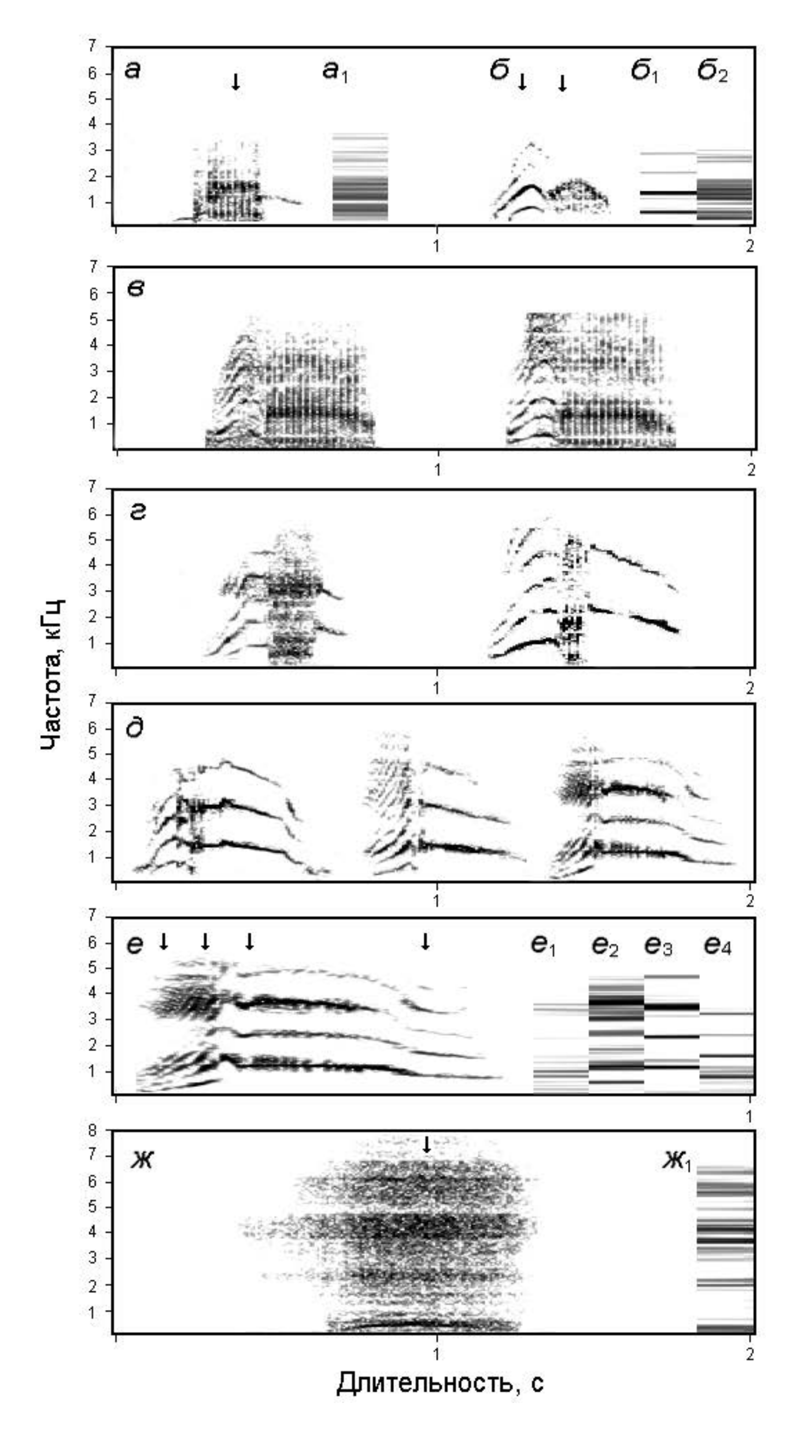


Рис. 9. Репертуар акустических сигналов шипуна: сигнал «хрюканье» (*а*), сигнал тревоги (*б*), составные сигналы (*в, г*), варианты тоновых сигналов (*д*), шипение (*ж*). Третий сигнал в позиции д показан с большим временным разрешением (*е*). Стрелками обозначены точки взятия срезов спектральной структуры.

Как и у черного лебедя, объединение звуков в серии – явление чрезвычайно редкое у шипуна. Достаточно плотная последовательность простых тоновых сигналов отмечена только один раз (реакция одиночной особи на собаку). Минимальная протяженность паузы в этой последовательности из 5 звуков составила 2580 мс (максимально 2920 мс, ср. 2815 мс). Таким образом, при средней длительности сигнала около 480 мс, протяженность пауз превышает длительность посылок в среднем в 5.8 раз.

Вообще говоря, шипун еще более молчалив, чем черный лебедь. В этом отношении показательно отсутствие вокализации по окончании акта копуляции. Молчаливость шипуна отражена, в частности, в английском народном названии птицы – mute swan, что значит «немой лебедь». Впрочем, как удалось установить во время наблюдений за большой стаей лебедей (о ней упоминалось выше), сигналы, включающие в себя тоновые звуки, оказались в высшей степени эффективным стимулятором акустической активности особей данного вида. Проигрывание магнитофонной записи видоспецифического сигнала мгновенно влекло за собой ответную вокализацию, распространявшуюся в стае по типу цепной реакции.

Кликун

Вокализация этого вида принципиально отличается от того, что мы видели у трех других, рассмотренных до сих пор. Кликуну свойственна весьма значительная вариативность буквально всех категорий акустических сигналов (простых, составных, серийных). Более того, способность комбинировать звуки в самых разных сочетаниях приводит к построению сложных конструкций, которые зачастую трудно отнести к той или иной из предложенных нами классификационных категорий.

Высокая способность к импровизации проявляется уже на уровне простых и составных сигналов, подаваемых особью спонтанно, вне какого-либо очевидного социального контекста. Примером может служить последовательность из 52 выкриков, записанных от одной самки кликуна на протяжении 3 мин 46 с. Этот звуковой ряд включал в себя 26 простых сигналов (рис. 1*д*, $д_1$), существенно варьировавших по длительности. Наряду с ними здесь присутствовали разнообразные варианты составных сигналов либо компактных комбинаций из 2–4 простых сигналов, в большей или меньшей степени модифицированных по длительности, значениям несущей частоты и характеристикам частотной модуляции. При попытке хотя бы грубо классифицировать звуки этой выборки мы насчитали в ней 17 типов звуков, из которых 7 не повторялись даже дважды. Некоторые из сигналов описанного звукового ряда приведены на рис. 3*А* и 10.

На рис 3*Б* показан один из вариантов сложно структурированного сигнала, который вполне уместно назвать «песней». Этот термин использован в сводке Крампа (Cramp, 1980), где им обозначаются звуковые сигналы самцов, пребывающих на своей гнездовой территории. При этом оговорено, что функция сигнала не ясна. Наши наблюдения за особью неизвестного пола, проведенные в начале гнездового сезона (31 марта – 7 апреля 2005 г.) в заповеднике Аскания-Нова, позволяют прояснить этот вопрос. В отличие от всех прочих птиц данного вида, находившихся в парах, этот лебедь пребывал в одиночестве. Он строго придерживался своего индивидуального участка, расположенного по соседству с территорией пары. Одиночка и пара большую часть времени находились в пределах взаимной видимости.

Поскольку одиночный лебедь явным образом пребывал в состоянии социальной депривации, его акустическая активность совершенно определенно имела характер саморекламирования, аналогичного весеннему пению воробьинообразных. Песни воспроизводились в циклическом режиме. Они группировались в кластеры, которые во

время максимумов акустической активности отделялись друг от друга интервалами порядка 10–40 с. Кластеры включали в себя от 3 до 15 песен, разделенных интервалами длительностью 2.7–7.8 с (среднее значение по одному кластеру из 11 песен 4.2 с, *Me* =3.4 с).

В ходе наблюдений за этим лебедем были записаны 92 песни. Результат их анализа показал, что ни одна из них не повторяла в точности какую-либо другую. Вариации затрагивали все без исключения параметры: число посылок, их длительность, спектральный состав, характеристики частотной и амплитудной модуляции. За счет изменений в числе фрагментов существенно менялась и общая продолжительность песни (от 0.5 до 2.8 с, *Me* = 1.07 с, *n* = 22). При этом, однако, в разные дни птица могла придерживаться какого-либо одного «стиля пения». Последовательные песни подчинялись при этом некоему общему шаблону, но каждая следующая песня отличалась от предыдущей в частных деталях. Некоторые варианты песен показаны на рис. 11.

Все эти звуки воспроизводятся в характерной позе: сначала птица наклоняет голову, так что клюв почти касается груди, а затем вытянутая шея движется вперед и удерживается невысоко над поверхностью воды, под углом около 30^0. Важно подчеркнуть, что эта поза практически идентична таковой у тундрового лебедя в момент произнесения им серии «воркование». Нечто общее намечается также в звучании этой серии и тремоло в песне кликуна (терминальная часть песен, показанных на рис. 3 в позициях *г* и *д*).

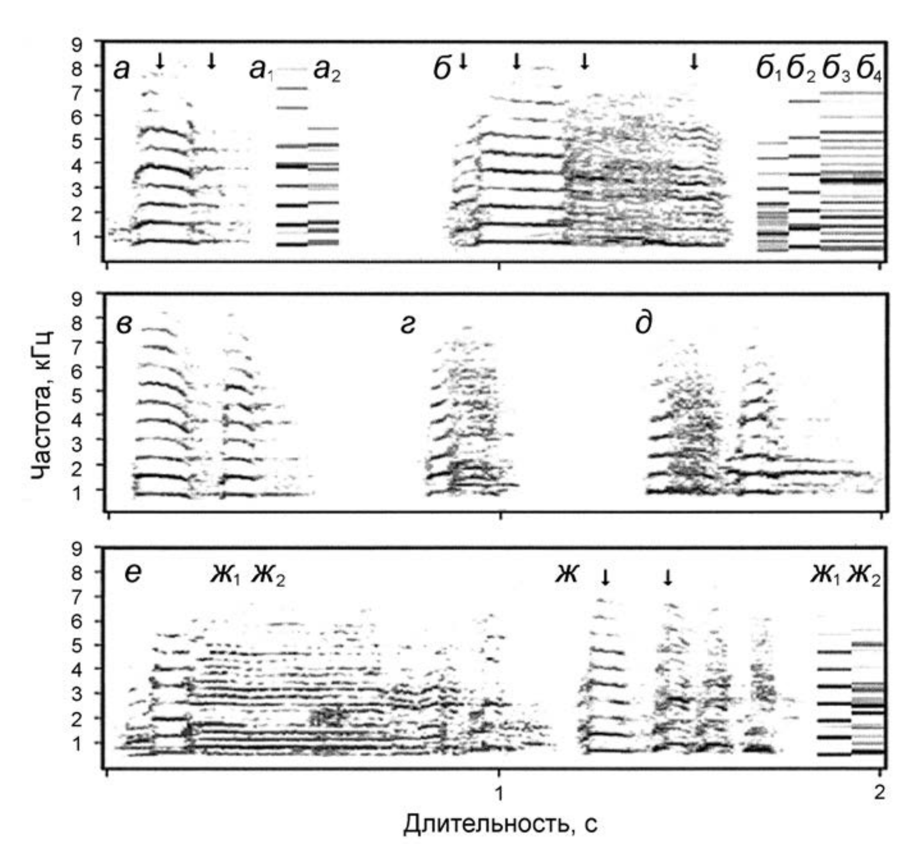


Рис. 10. Варианты звуков из репертуара кликуна, подаваемых в виде одиночных «выкриков» (*а* – *ж*). Все звуки принадлежат самке, находившейся в паре с гибридным лебедем (*C. cygnus* × *C. olor*). Стрелками показаны точки взятия срезов спектральной структуры.

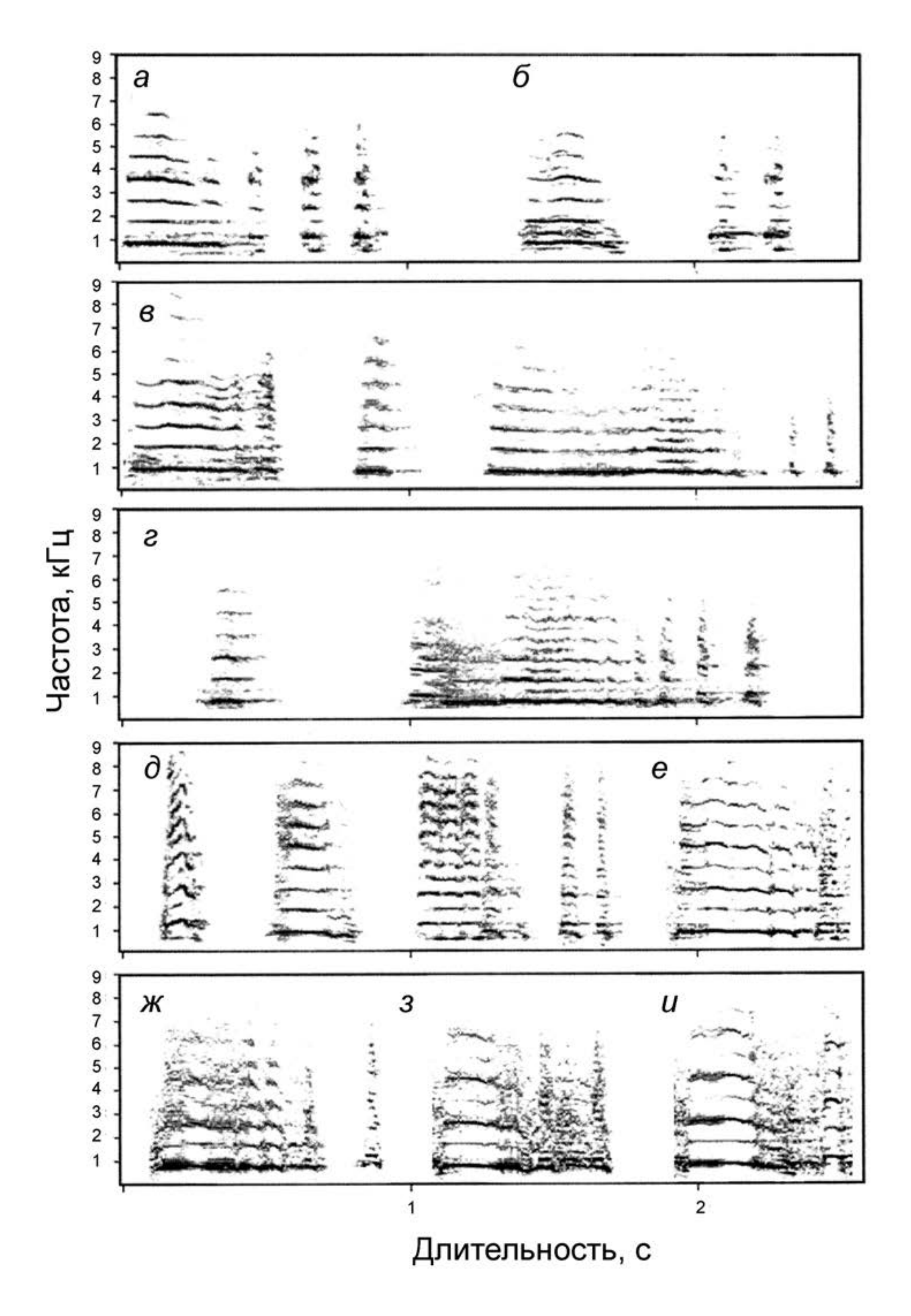


Рис. 11. Варианты «песен» одной и той же особи. В позициях *а, б, в* – три последовательные песни, записанные в один день (1 апреля 2005 г.); *г* – еще одна песня, записанная позже в тот же день; в позициях *д–и* – песни с порядковыми номерами I, V, IX, XI и XII,

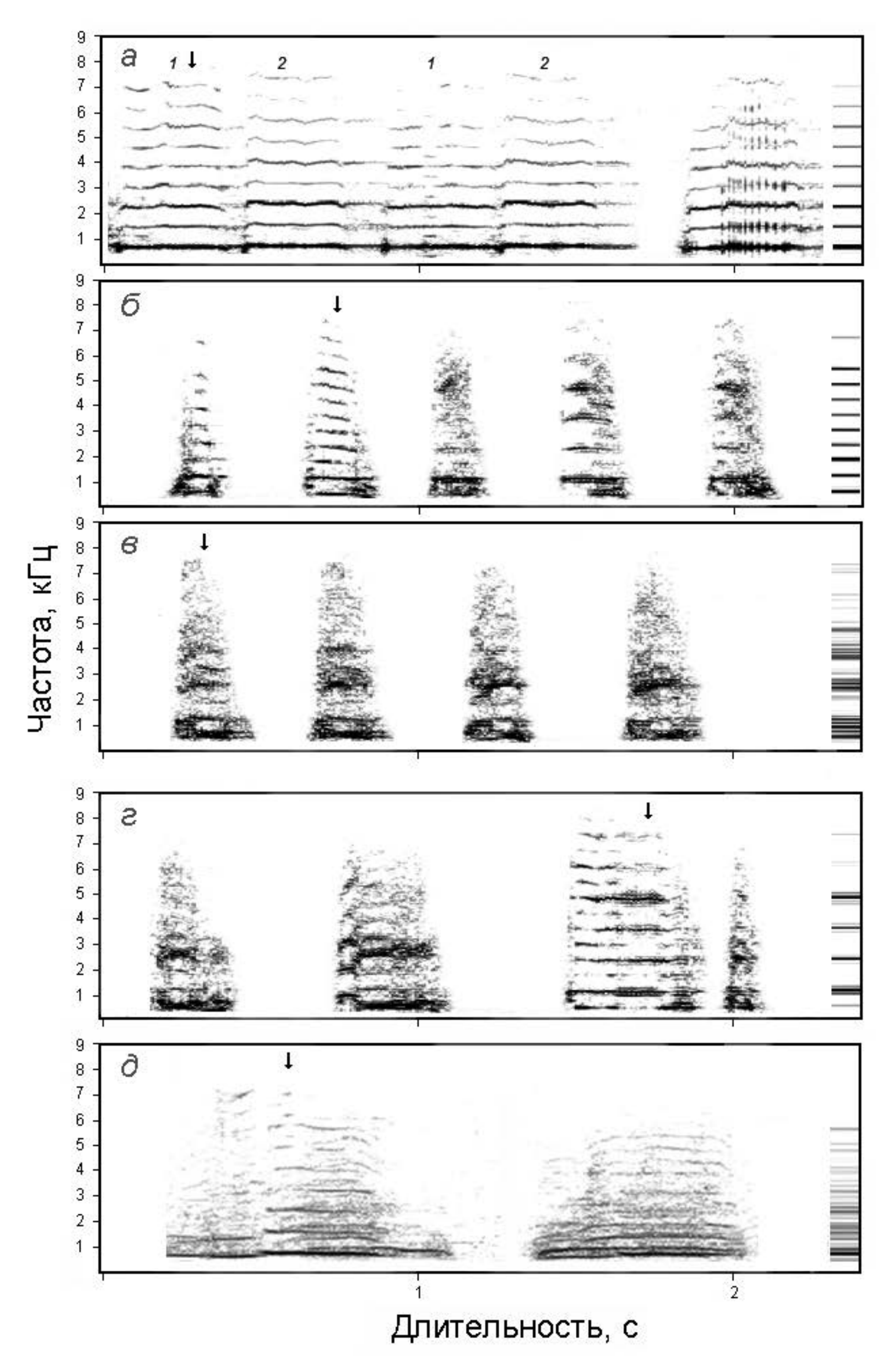


Рис. 12. Разные типы серийных звуков в вокализации кликуна: *а* – дуэт в церемонии триумфа. Вначале голоса партнеров следуют строго «через один». В пятом звуке их голоса звучат строго в унисон; *б–г* – серия «хриплых криков»; *д* – фрагмент серии посткопуляционных выкриков. Стрелками показаны точки взятия срезов спектральной структуры.

Таблица 4. Сигнал «ку-ку» кликуна и тундрового лебедя

Вид	Составляюшие сигнала	*n*	Длительность, мс*	Несущая частота, кГц	Девиация несущей частоты	Спектр заполнения, кГц	Зоны максимальной концентрации энергии	
							Несущая частота (НЧ), гармоники)	Частоты, кГц
Cygnus cygnus	Звук с широким заполнением спектра	45	40 –110 70	0.6...0.8	Возрастание на 40...125 Гц за 40 мс**	0.6 - 6.6	НЧ, I, III (иногда II, IV, VI, VII)	0.6...0.8, 1.3, 2.3 (иногда 3.3, 4,1, 5.4)
	Низкочастотный звук	37	50 – 140 100	0.7	Отсутствует	0.6 -5.0	НЧ, I (иногда VI)	0.7 (иногда 4.1)
	Пауза	37	140 – 980 195					
	Общая длительность сигнала из 2 посылок	29	170 – 1180 405					
Cygnus columbianus	Звук с широким заполнением спектра	52	20 – 80 40	0.8...1.0	Падение на 80 Гц за 20 мс	0.8 - 7.5	НЧ, I (часто также II или III)	0.8...1.0, 1.8 (иногда 2.7, 3.6)
	Низкочастотный звук	36	50 – 170 130	0.7	Отсутствует		НЧ	0.7
	Пауза	26	150 - 610 270					
	Общая длительность сигнала	26	250 – 850 490					

* Показаны размах вариаций и медиана.

** Иногда такое же слабое падение к концу звука. В большинстве случаев девиация вообще не выявляется.

Другой тип звуков, время от времени отмечавшихся у одиночного лебедя, представляет собой серию «хриплых» звуков, совмещающих в себе гармонические и шумовые составляющие. Каждая из этих серий состоит из 4–12 посылок (*Me* = 10.5, *n* = 10), первая из которых обычно обладает ярко выраженным гармоническим спектром. В последующих посылках спектр становится скорее шумовым, но может вновь возвратиться к гармоническому в терминальном звуке (рис. 12). Такие серии спонтанно воспроизводились птицей на острове, служившем центром ее территории. Лебедь издавал их синхронно с интенсивными взмахами крыльев. Эти наблюдения позволяют отнести описанные демонстрации к комплексу территориального поведения – как еще одну форму саморекламирования. Более того, в одном случае аналогичное поведению мы наблюдали у одного из членов соседней брачной пары после изгнания им шипуна из района своего гнезда.

О том же говорит и тот факт, что в некоторых случаях эти серии хриплых звуков органически вплетались у одиночного лебедя в более сложные акустические ансамбли. Подобного рода конструкция могла начинаться с песни, за которой следовала серия хриплых звуков, либо наоборот – песня следовала непосредственно за серией. Впрочем, звуки того же типа можно слышать и в совершенно иной ситуации, именно в посткопуляционном поведении, где они сменяют собой серию протяжных криков самца, изображенных на рис. 12*б,в*.

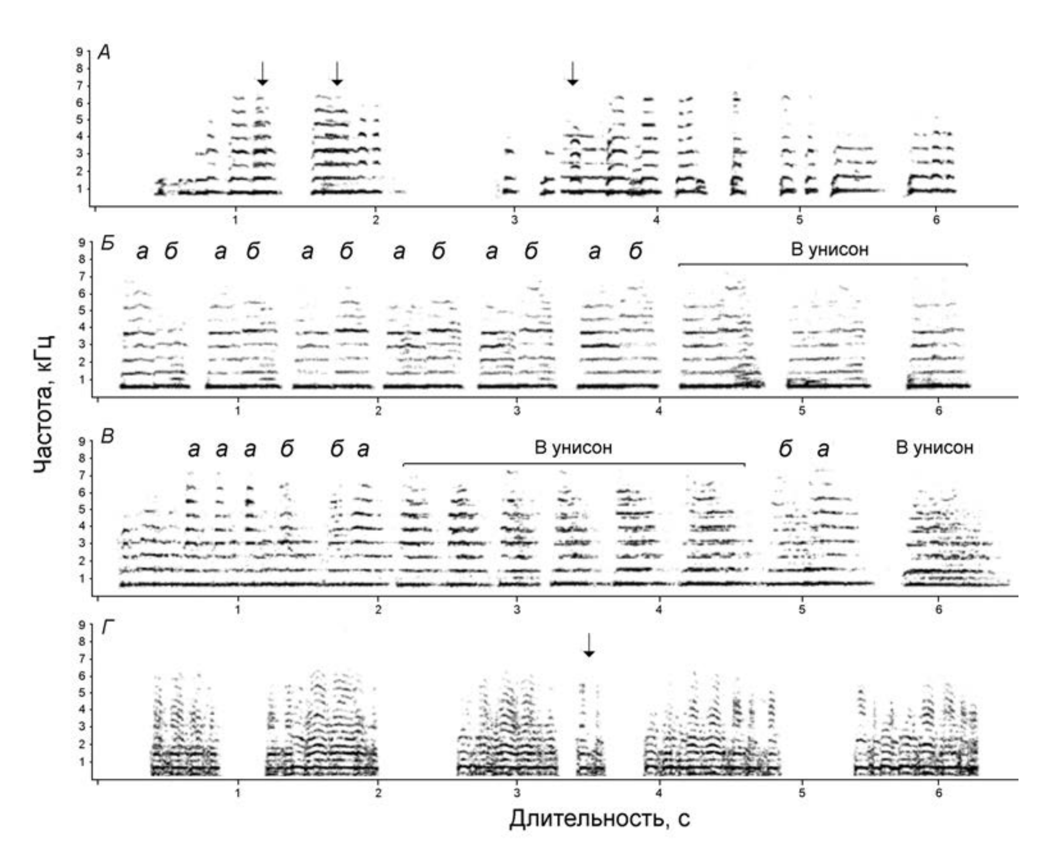


Рис. 13. Дуэтная вокализация кликуна (*А – В*) и трубача (*Г*). *А* – перекличка членов брачной пары. Совпадение голосов партнеров показано стрелками; *Б, В* – вокализация при церемонии триумфа. Звуки одного из партнеров обозначены буквой а, другого – *б; Г* – синхронная вокализация членов пары (объяснения в тексте).

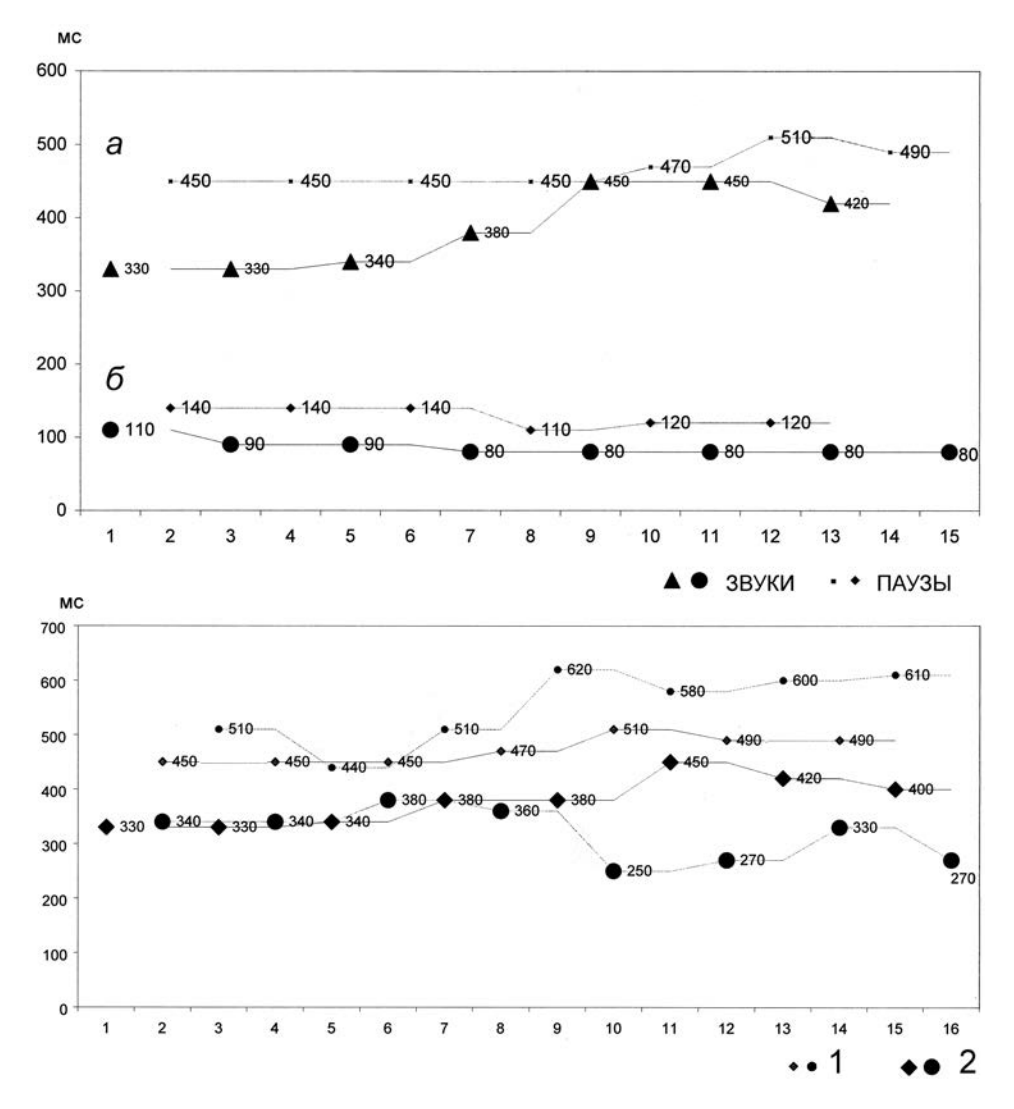


Рис. 14. Длительность звуковых посылок и пауз между ними (шкала ординат и цифры около символов) в сериях при церемонии триумфа у кликуна. А – варианты временной организации серий в вокализации одного из партнеров: *а* – посылки и паузы продолжительны; *б* – посылки и паузы в серии, воспроизводимой в более быстром темпе; Б – дуэт: 1 – посылки и паузы инициатора дуэта, 2 – то же, второй особи.

Для кликунов характерна согласованная вокализация членов брачной пары. В повседневных ситуациях самец и самка обмениваются время от времени короткими «репликами» самого различного звучания. Это могут быть простые сигналы, всевозможные версии составных сигналов либо компактные комбинаций из 2–4 простых сигналов, модифицированных по длительности и спектральному составу (разные варианты использования этих звуков в коротких дуэтах приведены на рис. 10). В Аскании-Нова, где 2 или 3 пары могли одновременно находится около кормушек, в качестве реакции одной из них на приближение другой мы наблюдали совместные демонстрации с вытянутой вперед шеей и с соответствующим звуковым сопровождением (см. выше).

Лишь у одной пары (соседней с одиночным кликуном), которая удерживала за собой единоличную территорию, мы зафиксировали также перекличку с использованием мелодичных звуков с четко выраженной гармонической структурой (рис. 13 А–Б). Именно эти сигналы используются членами пары в высоко согласованных дуэтах, сопровождающих уже упоминавшуюся церемонию триумфа. Длительности звуковых посылок и пауз связаны положительной корреляцией (рис. 14). И те и другие могут изменяться континуально как в разных дуэтах, так и по ходу одного и того же (наблюдения по 34 дуэтам одной и той же пары).

В такого рода дуэтах сочетаются принципы антифональной и полифональной вокализации. Инициатор дуэта начинает его сериями коротких звуков (порядка 80–100 мс – см. рис. 5*а*, 13*В*) гармонической природы. Если второй партнер подхватывает инициативу, звуки первого удлиняются (до 150–240 мс). При просмотре фонограмм создается впечатление, что второй партнер действует с таким расчетом, чтобы его крики попадали точно в паузы между криками первого. Если эти паузы относительно коротки, то и звуковые посылки второго партнера могут оказаться заметно более короткими, чем у первого (рис. 14*Б*). Таким образом, начало дуэта кликунов носит четко выраженный

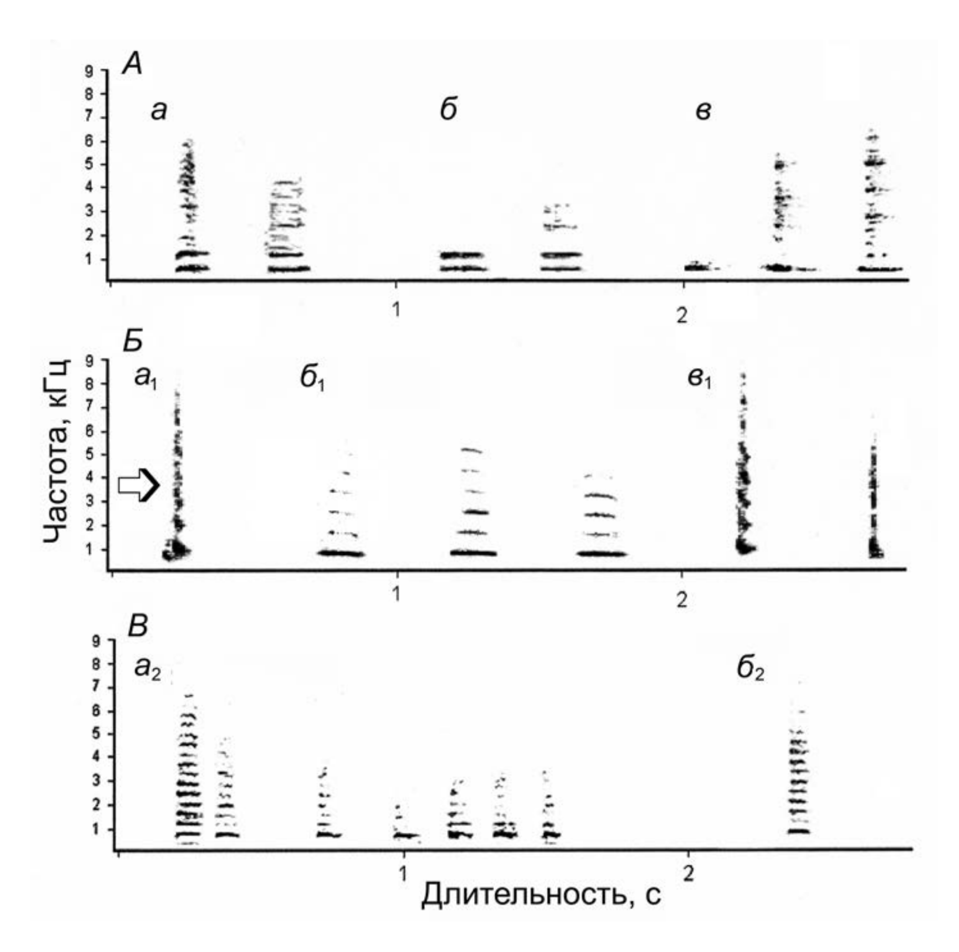


Рис. 15. Разные варианты сигналы «ку-ку» кликуна (*А*) и тундрового лебедя, *C. c. columbianus* (*Б*). Одинаковыми буквами показаны аналогичные сигналы двух видов. Белой стрелкой в позиции a_1 показан короткий начальный звук, характерный для тундрового лебедя и отсутствующий у кликуна (сравни с рис. 16г).

антифональный характер. Однако зачастую уже после 3–5 «спаренных» вокализаций обе партии воспроизводятся практически одновременно, в унисон. Эта полифональная фаза может сохраняться в нескольких последовательных спаренных вокализациях (до 6 подряд – см. рис. 14*Б,В*).

Важно заметить, что такого рода серии, состоящие из мелодичных звуков гармонической структуры, ни разу не зафиксированы у одиночного лебедя.

Специального рассмотрения требует еще один сигнал из репертуара кликуна, обозначенный выше как тихое «ку-ку» (см. выше, раздел Компактные конструкции, основанные на дублировании простых сигналов, и рис. 15). Упоминания о нем мы не нашли ни в одной сводке из числа тех, где подробно обсуждается поведение лебедей (Johnsgard, 1965, Scott and Wildfowl Trust, 1972; Cramp, 1980). Мы видим причину этого в том, что сигнал не привязан каким-то определенным ситуациям, слышен лишь с близкого расстояния и потому с трудом поддается качественной записи. На слух он представляется достаточно стереотипным, однако при анализе фонограмм обнаруживается его значительная изменчивость. Он может быть гомо- или гетеротипическим. В первом случае сигнал построен либо из звуков с широким заполнением спектра («звонких»), либо из низкочастотных («глухих»), а во втором случае – из тех и других (см. табл. 4). В гетеротипических сигналах звонкая посылка почти обычно предшествует глухо звучащей, порядок их следования может быть и обратным (рис. 15А*в*). Следует также заметить, что варьируют не только длительности обоих типов звуков и пауз (*cv* составляет 36.8 и 36.9%, 36,1%, соответственно), но также характеристики частотной модуляции и распределение максимумов энергии по гармоникам. Все разнообразие наблюдаемых вариаций невозможно отобразить в обзорной таблице.

Пристальное внимание к сигналам этого типа оправдано в том отношении, что сходные по звучанию конструкции с параллельной их изменчивостью обнаружены также в лексиконе тундрового лебедя (см. рис. 15 и табл. 4). Наблюдаемая здесь очевидная гомология в очередной раз свидетельствует об очень близком филогенетическом родстве двух этих видов.

Тундровый лебедь

Вокализация тундрового лебедя имеет много общего с тем, что мы находим у кликуна. Репертуар звуков здесь менее разнообразен, чем у последнего вида, но структура самих этих звуков выглядит несколько более сложной из-за хорошо выраженной частотной модуляции. Кроме того, тундровый лебедь способен, подобно кликуну, строить сложные вокальные конструкции (ансамбли), объединяя в их составе серии звуков с контрастирующими частотно-временными характеристиками (см. рис. 6*Б*).

Мы видим сходство тундрового лебедя с кликуном в сфере акустического поведения в том, что в ряде случаев обнаруживается определенное структурное сходство в сигналах обоих видов. Примерами могут служить серия «воркование» у первого вида и тремоло в песне второго, а также сигналы «ку-ку», о которых было сказано выше (см. табл. 4 и рис. 15). Эти попарно сходные сигналы можно, на наш взгляд, рассматривать в качестве гомологий. В то же время в репертуаре кликуна мы не находим ничего похожего на своеобразный сигнал тундрового лебедя, именуемый нами «стоном» (табл. 1, рис.1*з*, 16*б*). По характеру использования он сходен с сигналом «ку-ку», поскольку не привязан к каким-либо конкретным ситуациям. Из-за своего очень тихого звучания он кажется мало пригодным для дистантной связи. Слышать его обычно приходится от одиночной особи в форме аморфного звукового ряда, в котором интервалы между отдельными звуками составляют 1–13 с (*Me* = 7 с).

Впрочем, можно предположить, что этот звук может входить в состав достаточно сложных конструкций. На рис. 16 показано начало серии «воркование». Можно видеть,

что самый первый звук на этой сонограмме имеет несущую частоту (0.4–0.5 кГц), очень близкую к той, что характеризует сигнал «стон». Показательно также полное отсутствие частотной модуляции в обоих сравниваемых звуках.

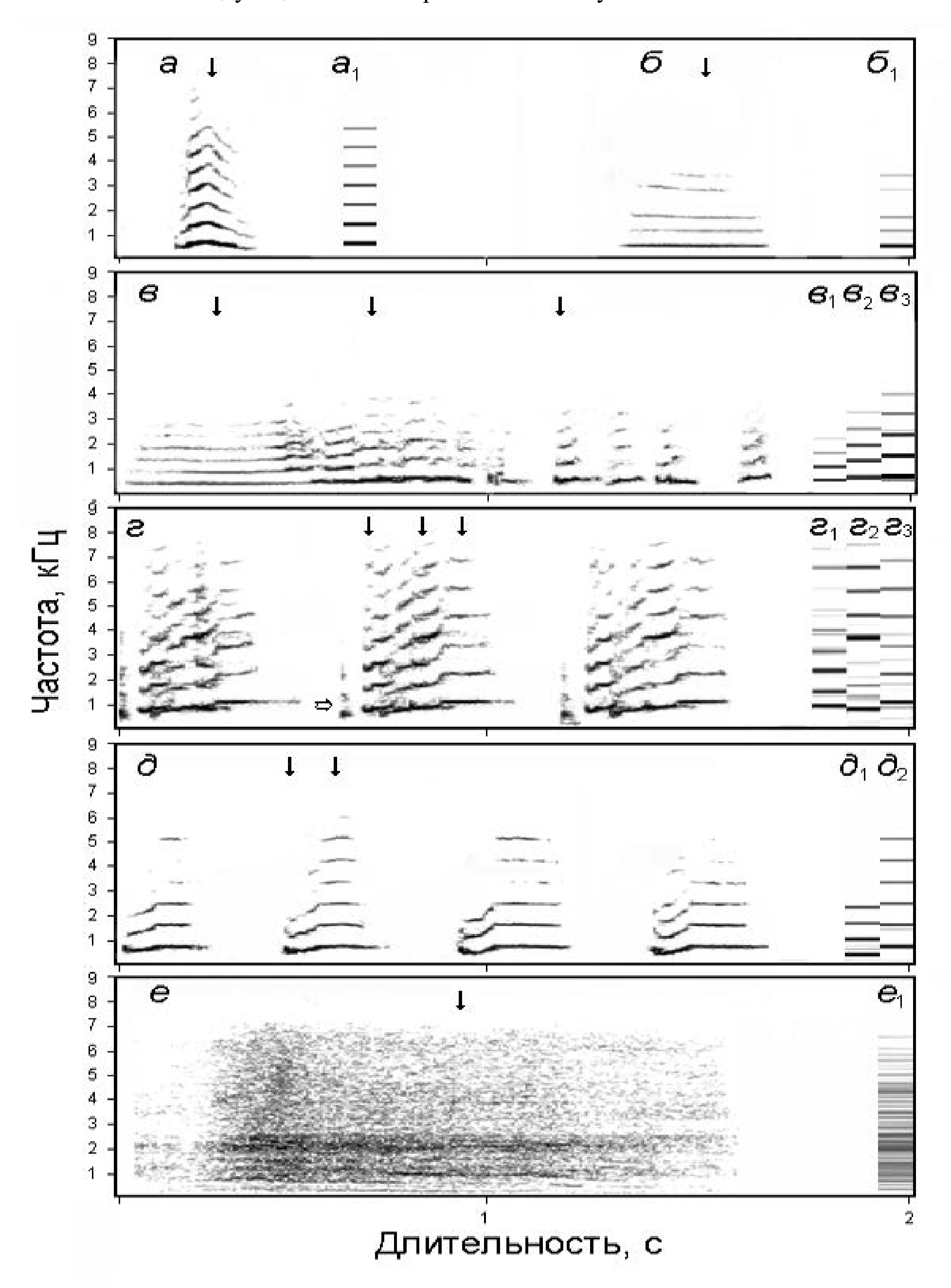


Рис. 16. Репертуар акустических сигналов тундрового лебедя: простой тоновый сигнал (*а*); сигнал «стон» (*б*); начало серии «воркование» (*в*); серия при церемонии триумф (*г*); серия посткопуляционных криков (*д*); шипение (*е*). Стрелками показаны точки взятия срезов спектральной структуры. См. также рис. 5*б* (серия «воркование») и рис. 15*Б* (сигнал «ку-ку»).

Еще одна черта, общая для кликуна и тундрового лебедя, – это вокализация в форме согласованных дуэтов. К сожалению, недостаток данных по этому виду не позволяет сказать, насколько четко эта согласованность проявляется тундрового лебедя. Считают, что здесь она выражена в меньшей степени, чем у кликуна (см. Cramp, 1980). В ходе одной из демонстраций триумфа, зафиксированной нами на видеоленту, голоса партнеров сначала следуют как бы вразнобой, частично перекрываясь друг с другом. Лишь VI посылка инициатора дуэта и V – второго партнера почти точно совпали по времени (звучат в унисон). Затем, начиная с X и XI посылок, соответственно, дуэт пошел по антифональному типу. До конца взаимодействия птицы воспроизвели поочередно еще по 12 сигналов каждая, причем в этой фазе оказались скоординированными не только звуки, но и кивки головами, которые птицы проделывали в противофазе.

Отметим мимоходом, что в питомнике Московского зоопарка в Сычево в 2003 г. на протяжении всего периода наблюдений единой тесной группой держались вместе три особи тундрового лебедя. Временами все они участвовали в церемонии триумфа. Понятно, что ни о какой согласованности их вокализаций в подобной ситуации не могло быть и речи.

В заключение этого раздела следует сказать, что у тундрового лебедя наиболее употребительным сигналом в социальных взаимодействиях оказываются серии типа «воркования». Они выступают в качестве сигнала приветствия при встрече социальных партнеров после краткосрочной разлуки; служат своего рода вокальным вступлением к дуэтной вокализации при церемонии триумфа; оказываются завершающим звеном в посткопуляционной вокализации (рис. 6*Б*). Короткие фрагменты «воркования» можно слышать даже во время садки, то есть в ситуации, в которой у всех прочих видов лебедей вокализация отсутствует. Воркование особи, находящейся в одиночестве, может спонтанно переходить в серию звуков «триумф». Это свидетельствует о более низком пороге проявления вокализации «триумф», чем у кликуна, у которого такого рода серии никогда не воспроизводятся одиночной особью.

Трубач

По характеру акустического поведения трубач резко отличается от кликуна и тундрового лебедя в том отношении, что весь его репертуар построен из звуков с единой структурой спектра (рис. 17). Трубач разнообразит свою вокализацию двумя способами: за счет объединения простых сигналов в составные гомотипические либо путем их удлинения.

Что касается дуэтной вокализации в церемонии триумфа, то ее следует отнести к полифональному типу, поскольку обе птицы неизменно воспроизводят свои партии одновременно, нередко с большим или меньшим опережением партнера либо с незначительным запаздыванием (показано стрелкой на рис. 13*г*). Степень такого несовпадения сигналов по времени установить из анализа фонограмм практически невозможно.

Два типа звуков, которые мы не слышали ранее, были записаны весной 2006 г. в ситуации необычного переуплотнения. В начале апреля из-за угрозы птичьего гриппа все трубачи вместе с другими обитателями прудов Московского зоопарка были помещены в закрытой вольере размером примерно 100×50 м. В первый день пребывания птиц в этой вольере нам удалось записать одиночные тихие звуки – предполагаемый гомолог сигналов «ку-ку» кликуна и малого лебедя. Такими звуками перекликались все 9 трубачей. В последующие дни эти звуки можно было слышать от членов сформированной пары.

Члены той же пары перед сходом на воду издавали другой тип звуков – «кудахтанье». Дело в том, что небольшое водное пространство в вольере находилось под жест-

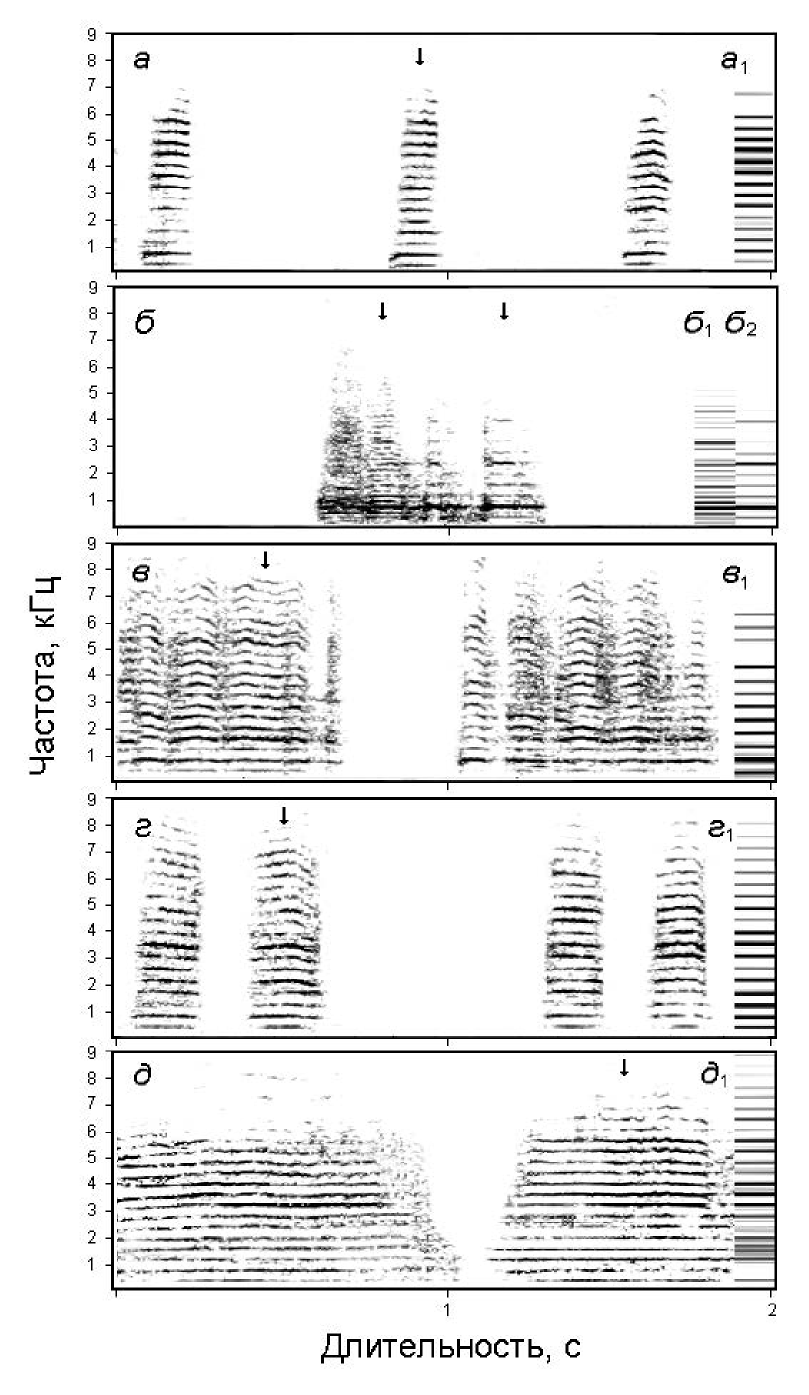


Рис. 17. Репертуар акустических сигналов трубача: простой тоновый сигнал (*а*); вариант составного сигнала с изменением спектральной структуры (*б*); составной сигнал в церемонии триумфа (*в*); крик бедствия при нападении на индивида гибрида *C. cygnus* × *C. olor* (*г*)*;* серия посткопуляционных криков (*д*). Стрелками показаны точки взятия срезов спектральной структуры. записанные от той же птицы спустя двое суток (3 апреля).

ким контролем альянса из трех других трубачей. Они вели себя агрессивно и стремились не допустить пребывания там конспецифических особей. Поэтому попыткам пары сойти на воду предшествовала длительная подготовка. Прежде чем решиться на это действие, птицы долго стояли на берегу, совершая резкие кивки головой и перекликаясь звуками, о которых идет речь.

Обсуждение

Типологизацию звуков, предложенную нами в начале статьи, можно рассматривать как отражение иерархической организации акустического поведения. С этой точки зрения в акустической системе можно выделить как минимум три уровня интеграции сигналов. Первый уровень представлен простыми базовыми сигналами, которые в процессе вокализации подаются вне жесткой связи друг с другом. Сигналы второго уровня представлены той или иной комбинацией простых базовых звуков (сигналы составные либо объединенные в компактные серии). И, наконец, к третьему уровню позволительно отнести сложные конструкции, формирующиеся из сигналов второго уровня. Таковы, в частности, ансамбли, построенные из серийных звуков с разными спектральными характеристиками.

Как мы попытались показать, межвидовые различия в вокализации изученных видов далеко не ограничиваются несходством звуковых репертуаров как таковых. Эти различия столь же или даже более значительны в плане возможностей использования элементов низших иерархических уровней для построения конструкций высоких уровней интеграции. Иными словами, речь идет о межвидовых различиях в способностях к импровизации, которая у птиц служит важным механизмом максимизации разнообразия акустической продукции (см. Панов и др., 2004, 2006). Принципиальные межвидовые различия обнаружены также в общей картине организации звуковых рядов, что, на наш взгляд, является одним из наиболее интересных результатов исследования.

Как можно видеть из табл. 5, репертуары исследованных видов определенно неодинаковы по вкладу в них звуков, относимых нами к разным структурным категориям. В наибольшей степени свобода комбинирования на основе базовых звуков присуща кликуну, в наименьшей – шипуну. Действительно, как мы могли видеть, среди всех видов лебедей вокализация наиболее богата у кликуна и предельно бедна у шипуна. Соответственно, тип организации вокального репертуара кликуна можно назвать подвижным, а шипуна – ригидным.

Что касается прочих изученных видов, то второе место после кликуна по богатству вокальных сигналов занимает тундровый лебедь (присутствие в репертуаре конструкций, именуемых нами ансамблями и относимых к третьему уровню интеграции вокальных конструкций). В отличие от этих двух видов, вокализацию трубача и черного лебедя можно назвать примитивной, поскольку у каждого из них репертуар построен из звуков с единой структурой спектра. Трубач разнообразит свою вокализацию за счет объединения простых сигналов в составные гомотипические либо путем их удлинения. Черному лебедю из этих двух способов модификации простейших сигналов доступен лишь второй.

Пограничное положение между видами с богатыми акустическими репертуарами (кликун, тундровый лебедь) и теми, вокализацию которых мы называем примитивной (трубач, черный лебедь), занимает черношейный лебедь. Хотя базовый акустический репертуар у этого вида небогат – всего лишь 4 типа исходных звуков, один из них используется как для построения компактных конструкций, основанных на его дублировании, так и в качестве начальной посылки составных гетеротипических сигналов. Последние включают в себя, помимо указанного звука, еще от 1 до 4 посылок принципиально иной структуры. Факт вариативности их числа указывает на определенную спо-

Таблица 5. Межвидовые различия в использовании сигналов разного уровня интеграции

Уровень интеграции сигналов	Категории акустических сигналов	*Cygnus melanocoryphus*	*Cygnus atratus*	*Cygnus olor*	*Cygnus cygnus*	*Cygnus columbianus*	*Cygnus buccinator*
I	Сигнал простой (короткий)	+ (3)	+ (2)	+ (2)	+ (>3)	+ (3)	+ (1)
II	Сигнал составной гомотипический	–	–	–	+	+	+
	То же, гетеротипический	+	–	–	++*	+	_
	Компактная конструкция, основанная на дублировании посылок	+	–	–	++	+	+
	Компактная серия	–	–	–	+ (3)	+ (3)	+ (1)
III	Ансамбль	–	–	–	+	+	–

Цифры показывают ориентировочное число «типов» сигналов
*Сигналы, обозначенные двумя плюсами, весьма разнообразны и вносят существенный вклад в акустическую продукцию

собность особей данного вида свободно оперировать исходными элементами репертуара. Иными словами, в вокализации черношейного лебедя можно усмотреть простейшие формы импровизации, что не позволяет отнести акустическую систему этого вида к ригидному типу.

Необходимо отметить, что импровизация в какой-то степени свойственна и шипуну (типичный пример ригидного типа вокализации), но в данном случае особь может лишь объединять два разных исходных звука, строя составной гетеротипический сигнал, но не в состоянии модифицировать его, увеличивая число посылок.

Ситуационная приуроченность сигналов разных категорий

Простые сигналы лебедей можно уподобить так называемым повседневным позывкам воробьинообразных, которые подаются спонтанно, в отсутствие очевидных внешних стимулов, то есть в отсутствие видимых изменений ситуации. У лебедей эти сигналы зачастую воспроизводятся одиночной птицей – то есть вне определенного социального контекста. Не исключено, разумеется, что в таких случаях они направлены на поддержание дистантной связи с имеющимся социальным партнером либо на поиски потенциального компаньона.

Наиболее определенную ситуационную специфичность можно приписать простому сигналу тундрового лебедя, у которого он обычно выступает в качестве тревожного

крика в ситуациях умеренного беспокойства – например в ответ на приближение агрессивно настроенного шипуна. В данном случае это всегда одиночные посылки. У кликуна в аналогичных ситуациях простые сигналы могут подаваться в составе плотной серии посылок, где последовательные звуки и паузы между ними имеют примерно равную длительность. Только у черного лебедя вариация простого одиночного сигнала используется как элемент демонстративного поведения, направленного на поддержание единства семейной пары (эпизодические дуэты).

Все сказанное по поводу простых сигналов может быть отнесено и к некоторым конструкциям второго уровня организации, в частности к сигналам составным.

Наибольшую коммуникативную нагрузку несут сложно структурированные звуки, объединенные в серии и ансамбли. У трех видов северных лебедей они сопровождают интенсивные социальные взаимодействия, обеспечивающие консолидацию пары и охрану ее гнездовой территории. У этих видов и у черного лебедя серии воспроизводятся также в ходе ключевого взаимодействия – копуляции, завершая телесный контакт партнеров.

Эволюционный и таксономический аспекты

Согласно приведенным данным системы вокализации разных видов лебедей весьма существенно различаются по уровням акустической активности (молчаливые – голосистые), богатству репертуаров и склонности к вокальной импровизации. В этом отношении резко выделяются два вида с максимально разнообразной вокализацией – кликун и тундровый лебедь. Поскольку оба они относятся к кластеру наименее дивергировавших представителей подсемейства Cygninae (по: Бутурлин, 1935), заманчиво было бы рассматривать все перечисленные особенности их вокализации в качестве некоего эволюционного прогресса (о возможности подобных трактовок см., в частности, Wilson, 1976). Однако уязвимость подобной позиции становится очевидной при сравнении акустических систем двух названных видов с таковой трубача. Как мы попытались показать, у этого вида вокализация выглядит достаточно примитивной. Между тем по уровню морфологической дифференциации многие систематики даже не считают трубача самостоятельным видом, придавая ему статус подвида кликуна. Отсюда с очевидностью следует, что дивергенция поведенческих характеристик далеко не всегда равнозначна (количественно и качественно) дивергенции морфологического облика видов.

Поскольку акустические компоненты поведения дивергируют во много раз быстрее моторных (Панов, 1989), сравнительный анализ вокализации шипуна, черного и черношейного лебедей мало что добавляет к нашим предположениям о степени их филогенетической близости, сделанным на материале моторных компонент поведения (см. Панов, Павлова, 2007.). Можно лишь сказать, что материалы, изложенные в данной публикации, полностью подтверждают выводы, сделанные ранее. Предварительные данные по вокализации коскоробы, *Coscoroba coscoroba* (рис. 9*к*), говорят о том, что она напоминает скорее кряканье уток, чем голоса какого-либо вида собственно лебедей.

Что же касается видов «северной группы», то здесь совершенно очевидно весьма близкое родство кликуна и тундрового лебедя. В отношении трубача можно утверждать, что он по характеру как моторных, так и акустических компонент поведения заметно отличается от этих двух своих родичей, бесспорно представляя собой самостоятельный, четко отграниченный вид.

Литература

Бутурлин С.А. 1935. Полный определитель птиц СССР 2. М.: КОИЗ. 282 с.

Всемирная стратегия охраны животных зоопарками. Роль мировой сети зоопарков и аквариумов в глобальной охране животных. IUDZG, IUCN/SSC. – 1993, гл.10.

Ежегодный отчет. Информационно-справочный материал о работе Московского зоопарка в 2003 году (в 2001 и 2002 годах). М.: 2002: 304 с.; 2003: 240 с.; 2004: 368 с.

Курочкин Е.Н. 1985. Птицы Центральной Азии в плиоцене. Труды советско-монгольской палеонтологической экспедиции 26. М.: Наука. 120 с.

Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с.

Панов Е.Н. 1983. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных. С. 5-70 в: Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Зоология позвоночных, т. 12, Проблемы этологии наземных позвоночных.

Панов Е.Н. 2005. Судьбы сравнительной этологии. Зоол. журн. 84(1): 104-123.

Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.

Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С. 2004. Организация песни у камышевки-барсучка, *Acrocephalus schoenobaenus* (Passeriformes, Sylviidae). Зоол. журн. 83(4): 464-479.

Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С. 2006. Организация песни у лесного конька (*Anthus trivialis*, Motacillidae). Зоол. журн. 85(1): 84-100.

Cramp S. (ed.), 1980. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic 1. Oxf.-L.-N.Y.: Oxford Univ. Press. 772 p.

Evans M.E. 1977. Notes on the breeding behaviour of captive whistling swans. Wildfowl 28: 107-112.

Geist V. 1966. The evolution of horn-like organs. Behaviour 27: 175-214.

Heinroth O. 1911. Beitrдge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Proc. V. Inter. Ornith. Congr. (Berlin): 598-702.

Heymer A. 1977. Ethologisches Wцrterbuch (Deutch, English, Franzцsisch). Berlin, Hamburg: Paul Parey Verlag. 238 S.

Hoy J. del., Elliot A., Sargatal J. (eds) 1992. Handbook of the birds of the world 1. Lynx Editions. 696 pp.

Johnsgard P. 1965. Handbook of waterfowl behaviour. London: Cornell Univ. Press, Constable Co., Ltd. 378 p.

Limpert R.J., Earnst S.L. 1994. Tundra swan. The birds of North America 89: 1-19.

Lorenz K. 1941. Verglieshende Bewegungsstudien an Anatinen J. Ornithol. 89 (Suppl.): 194-294.

Lorenz K. 1951-1953. Comparative studies on the behaviour of the Anatinae. Avic. Mag. 57: 157-182; 58: 8-17, 61-72, 86-94, 172-184; 59: 24-34, 80-91.

Moynihan M. 1970. Control, suppression, decay, disappearance and replacement of displays. J. Teor. Biol. 29: 85-112.

Scott P. and Wildfowl Trust. 1972. The swans. London: Michael Joseph Ltd. 240 p.

Wilson E. O. 1976. Animal cornmunication. Pp. 325-332 in: Progress in psychobiology. Reading from Scientific American. San Francisco: W.H. Freeman and Co.

29. Сигнальное поведение журавлей (стерх *Sarcogeranus leucogeranus*, даурский *Grus vipio*, японский *Grus japonensis*) в свете гипотезы ритуализации[1]

Журавли привлекают к себе в последние десятилетия повышенное внимание орнитологов. Это связано в первую очередь с особой уязвимостью птиц этой группы к прогрессирующим изменениям экологической ситуации во многих районах обитания журавлей, что требует их особой охраны, вплоть до попыток восстановления популяций особо угрожаемых видов. Эта задача потребовала разработки методов содержания журавлей в неволе с последующим выпуском потомства таких пар в природу. В результате появились широкие возможности изучения ряда аспектов поведения журавлей, которые трудно или невозможно исследовать в деталях в природе.

При таком положении вещей удалось осуществить целый ряд исследований, посвященных анализу сигнального поведения этих птиц. Их основная направленность – сравнительный этологический анализ для понимания таксономической структуры группы, с дальним прицелом на выяснения ее филогении и эволюции. Следует, однако, заметить, что в большей части этих работ внимание сконцентрировано в основном лишь на некоторых акциях сигнального характера, наиболее «броских» с точки зрения наблюдателя (таких, в частности, как характерные «унисональные дуэты» половых партнеров – см., в частности, Archibald, 1976). Там, где сделана попытка дать более полную картину сигнального поведения вида, оно подается как мозаика характерных поз («демонстраций»), а не в качестве некой целостной структуры с присущей ей определенной внутренней логикой (Masatomi, Kitagawa, 1975). В силу последнего обстоятельства многие интерпретации сути событий выглядят для этолога-профессионала поверхностными, чтобы не сказать наивными (Ellis et al., 1998).

Материал для статьи, предлагаемой читателю, собран и обработан на принципиально иной основе. Этот подход, в противоположность упомянутому «атомарному», направлен на понимание видоспецифической сигнализации как упорядоченной системы с ее собственными внутренними закономерностями. В этом ключе здесь будет дана по возможности полная картина сигнального поведения стерха, описание которого в ранее опубликованных работах по крайней мере неполно (см. Курочкин, 1987: 323–325).

Во всех работах, посвященных сигнальному поведению журавлей, подчеркивается, что многие их телодвижения и позы можно считать ритуализованными акциями. При этом исследователи исходят из совершенно очевидного сходства таких сигналов с теми или иными элементами «повседневного» поведения, в частности – комфортного. На основе устоявшихся воззрений, вытекающих из так называемой гипотезы ритуализации (Tinbergen, 1952), делается вывод, что сигнальная функция приобретена этими акциями в процессе эволюции вторично, за счет трансформации, под действием естественного отбора, «исходных» повседневных форм поведения.

Впрочем, в этом пункте возникает целый ряд вопросов относительно применимости этих взглядов к сигнализации журавлей, а также о соответствии гипотезы в целом состоянию современных биологических знаний. Поскольку у журавлей сходство целого ряда сигнальных акций с элементами комфортного поведения выражено весьма ярко, эти птицы оказываются идеальным объектом для обсуждения поставленных вопросов на фактическом материале. Именно эта тема станет центральной при обсуждении полученных нами эмпирических данных.

---

[1] Е.Н. Панов, Е.Ю. Павлова, В.А. Непомнящих. Зоол. журн. 2010 89(8): 978-1006.

Объект исследования, материал и методы

Подсемейство Настоящих журавлей Gruinae включает в себя, помимо 7 вымерших видов, 13 ныне живущих (рис. 1). Общий возраст этой группы оценивается, согласно палеонтологическим данным, в 5–24 миллионов лет (Brodkorb, 1967).

Результаты молекулярных исследований дали основание подразделить ныне существующие виды рода *Grus* на 4 филума (Krajevski, 1988; Krajevski, Fetzner, 1994). Два из них монотипичны, причем резкие отличия представителя одного из них, именно, стерха, от всех прочих видов группы дает основание ряду авторов выделять его в отдельный род *Sarcogeranus* (Meine, Archibald, 1996). Здесь мы рассмотрим поведение этого вида и еще двух, принадлежащих к разным филумам. Имена этих, интересующих нас трех видов на рисунке подчеркнуты. Их положение в кладограмме с очевидностью указывает на весьма существенный уровень дивергенции. С этой точки зрения будет интересно увидеть, насколько различными оказываются системы моторных координаций в сигнальном поведении видов, которые произошли от общего предка несколько миллионов лет назад.

Материал накапливался на протяжении ряда лет. Предварительные данные по всем трем видам были получены в 2002–2004 и 2006 гг. в питомнике Московского зоопарка близ пос. Сычево (Московская обл., Волоколамский р-н). Систематические наблюдения за поведением японского журавля в предгнездовой период (одна пара в вольере, 7 дней наблюдений) проведены в 2006 г. в Окском государственном заповеднике, за агрессивным поведением полудиких японского и даурских журавлей – в Хиганском государственном заповеднике в период с 17 апреля по 3 мая 2007 г. Сигнальное поведение стерха в предгнездовой период описывается на основе 7-дневных систематических наблюдений за двумя парами в вольерах в период с 13 по 22 апреля 2009 г (с перерывом в 2 дня из-за сильного похолодания). Общее время наблюдений составило на этот раз 36 ч.

В начальный период ориентировочных наблюдений был собран материал для каталогизации всех форм сигнального поведения посредством их видеосъемки. На этом этапе мы использовали метод стимуляции сигнальной активности журавлей за счет их

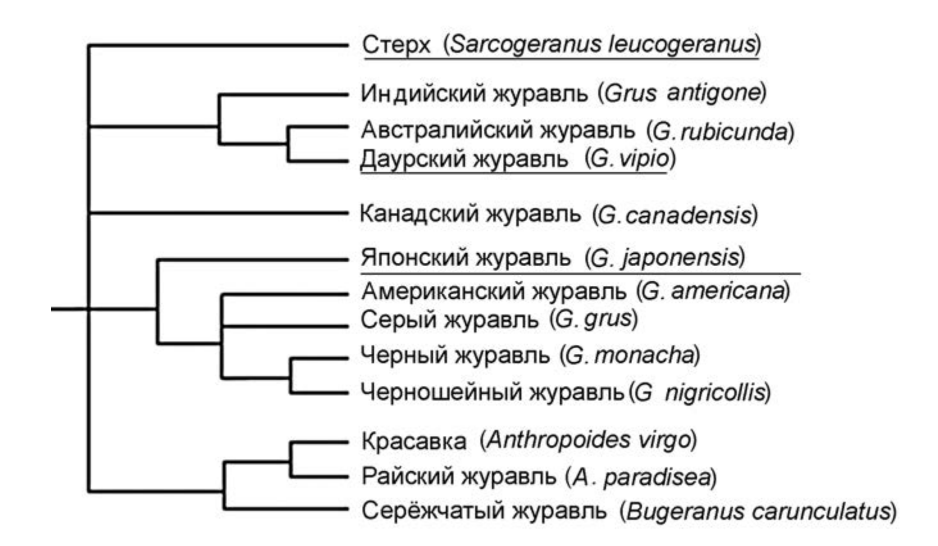


Рис. 1. Филогения настоящих журавлей по данным сравнительных молекулярных исследований (по: Meine, Archibald, 1996).

реакции на наблюдателя (подход вплотную к вольерам). Реакции на человека расценивались как проявления агрессивного поведения. В этом смысле исключение составляли унисональные дуэты, которые также выполняются птицами зачастую в ответ на появление такого внешнего раздражителя.

В последующий период систематических наблюдений этот фактор по возможности исключали. В Хинганском заповеднике его влияние вообще сводится к нулю, поскольку все взаимодействия фиксировались на видеокамеру с зумом со значительного расстояния. В Окском заповеднике, где не было возможности вести наблюдения и видеосъемку с расстояния более чем 4–5 м от сетки вольера, фиксацию увиденного начинали через 30 мин после прихода наблюдателя на место, когда птицы привыкали к его присутствию и переставали реагировать на него. Пары были изолированы визуально дощатыми заборами и могли воспринимать только вокализацию соседей. Весь сеанс наблюдений человек оставался почти неподвижным, сидя на одном месте. В 2009 г. при наблюдениях за стерхами мы, параллельно с видеосъемкой, вели хронометраж всех событий (взаимодействия, включая унисональные дуэты, и позы птиц) посредством диктовки их на магнитную пленку.

На видеокамеры Sony CCD-TR570E и CCD-TR3400E фиксировали все формы двигательной активности журавлей. Результаты анализа сопутствующего акустического поведения даны в другой работе (Опаев и др., 2009). Хронометрический анализ поведения проводили на оцифрованных видеозаписях методом временных срезов (с разрешением 0,04 с) с использованием компьютерной программы Pinnacle Studio и графического редактора Adobe Photoshop. Иллюстрации выполнены путем прорисовки видеокадров в программе Corel Draw.

Отличие распределений продолжительности поведенческих актов от нормального оценивали с помощью *W*-критерия Шапиро-Вилкса, рекомендуемого для оценки малых выборок (Shapiro et al., 1968). Так как распределение в большинстве выборок значительно отличалось от нормального, для их сравнения между собой использовали непараметрический критерий Манна-Уитни.

Для того чтобы оценить, насколько последовательность дуэтов во времени отличается от случайной, подсчитывали число дуэтов в последовательных 10-минутных интервалах. Распределение числа дуэтов, приходящихся на интервал, сравнивали с биномиальным распределением. Биномиальное распределение ожидается в том случае, если некоторые события происходят относительно часто, но в случайные моменты времени (Дэвис, 1990). Для сравнения служил критерий Колмогорова-Смирнова.

Результаты

Сигнальное поведение стерха

Полный репертуар акций, которые можно рассматривать в качестве коммуникативных сигналов, показан на рис. 2. Как можно видеть, практически все они связаны друг с другом в непрерывные последовательности, так что в ряде случаев бывает трудно сказать, имеем ли мы дело с одним «сигналом» или же коммуникативный эффект обязан реакции реципиента на последовательность из двух, трех или более акций, искусственно вычленяемых наблюдателем в качестве неких «демонстраций».

Однако ради удобства описания поведения (и только с этой целью) мы выделяем здесь 9 форм поведения (поз и локомоций), краткие комментарии к которым приводятся ниже.

1) *а* – $а_1$ на рис. 2 – интенсивное отряхивание, которое более или менее регулярно служит «вступлением» к акциям *б* – *в* и *б* – *е*.

2) *б* – начальный элемент, идентичный для двух разных акций: партии в унисональном дуэте и забрасывания головы на спину (см. ниже, *д*).

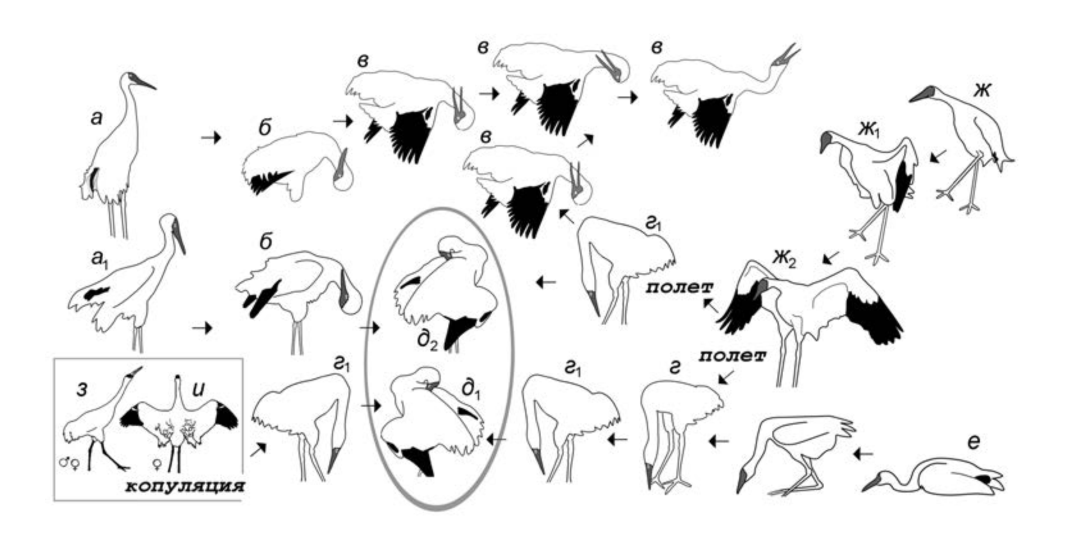


Рис. 2. Структура сигнального поведения стерха. Объяснения в тексте.

3) *в* – партия особи в унисональном дуэте. Показано лишь начало акции, ранее не описанное в деталях.

4) *г* – поза с напряженной опущенной шеей и клювом, касающимся земли (hoover, neck-crane англоязычных авторов). В напряженном социальном контексте поза может удерживаться птицей подолгу, сочетаясь с весьма характерным замедленным шагом, зондированием земли клювом и «дерганьем травы» (stab-nibble tag, рис. 2).

5) *д* – забрасывание головы на спину (irrelevant back preen, dorsal peen), заключительный элемент цепочек *а-б-д* и *а-г-е*. Почти неизменно сопровождается своеобразны глухим «гудением» (Опаев и др., 2009).

6) *е* – положение лежа. В напряженном социальном контексте может следовать за *г*, и нередко становится началом цепочки *е-г-д* (как показано на рис. 2).

6) *ж* – демонстративный полет, которому предшествуют позы *ж* и $ж_1$. При посадке следует цепочка *г-е* или, реже, *г-в*. В позе $ж_1$ самец может передвигаться так называемым парадным шагом, используемым также в позе *з*. Несколько размашистых шагов иногда следуют в момент посадки после полета.

Редко наблюдаемая акция, при которой за 2–4 резкими взмахами крыльев следует поза *г* или цепочка *г-д*, представляет собой, вероятно, «редуцированный» вариант этих последовательностей.

7) *з* – поза птиц при возрастании сексуальной мотивации. В преддверии попыток копуляции ее принимают одновременно и самец и самка. Особь, не готовая к спариванию, очень быстро прекращает демонстрацию.

8) *и* – предсовокупительная поза самки в цепочке *з-ж*. Единственная демонстрация, несущая однозначную коммуникативную функцию. Однако в определенных случаях она может перейти в предполетную позу *ж*, за которой либо следует демонстративный полет, либо она постепенно редуцируется до повседневной позы.

Для полноты картины следует упомянуть танец, который у этих журавлей наблюдается крайне редко и представлен чередованием коротких поклонов, пробежек с взмахами крыльев, иногда с включением невысоких прыжков вверх. Как и у других видов журавлей, элементом танца может быть схватывание мелких объектов с земли с последующим подбрасыванием их в воздух.

Сигналы, традиционно трактуемые как демонстрация угрозы. Как уже было сказано в описании методик сбора данных, на первом его этапе большинство фиксируемых нами акций расценивались как угроза, адресованная наблюдателю. На этой стадии работы материал собирали без привязки зафиксированных акций к конкретной особи и стадии ее годового цикла. Таким образом материал по двум парам и одиночной особи неизвестного пола дается здесь в рамках объединенной выборки. Перечень форм поведения, зафиксированных на этом этапе, включает в себя почти все позы и акции, изображенные на рис. 2, за исключением обозначенных литерами *з* и *и*. Это соответствует бытующим представлениям, что акции *а-ж*, исключая унисональный дуэт (*в*), относятся к категории агрессивного поведения (см., например, Курочкин, 1987). Впрочем, Суэй (Sauey, 1985) приписывает и дуэтам функцию территориальной угрозы.

При подходе наблюдателя близко к вольеру стерх подходит к сетке и движется вдоль нее замедленным шагом, опустив клюв до земли, зондируя им почву и производя движения, который порой напоминают гнездостроительные (вырывание травы и отбрасывание ее назад сбоку от ног). При каждом шаге птица очень медленным движением поднимает вынесенную вперед лапу выше уровня головы (рис. 3*а* – 3*в*). Затем журавль принимает позу $г_1$, за которой менее чем через секунду следует поза *д* (рис. 3*з* – 3*и*) либо падение на брюхо (поза *е*). В обоих случаях после этого замедленное хождение обычно возобновляется. Следует заметить мимоходом, что описанное поднимание лап характерно также для птиц, находящихся около строящегося им гнезда. Иными словами, это типичный элемент гнездостроительного поведения.

В контексте предлагаемой статьи наибольший интерес представляет поза *д*, определенную связь которой с комфортным поведением трудно не заметить. Недаром в англоязычных источниках она именуется «выпадающей из контекста» (irrelevant) чисткой оперения спины. В нашей выборке из 50 видеоклипов, где поза *д* зафиксирована на

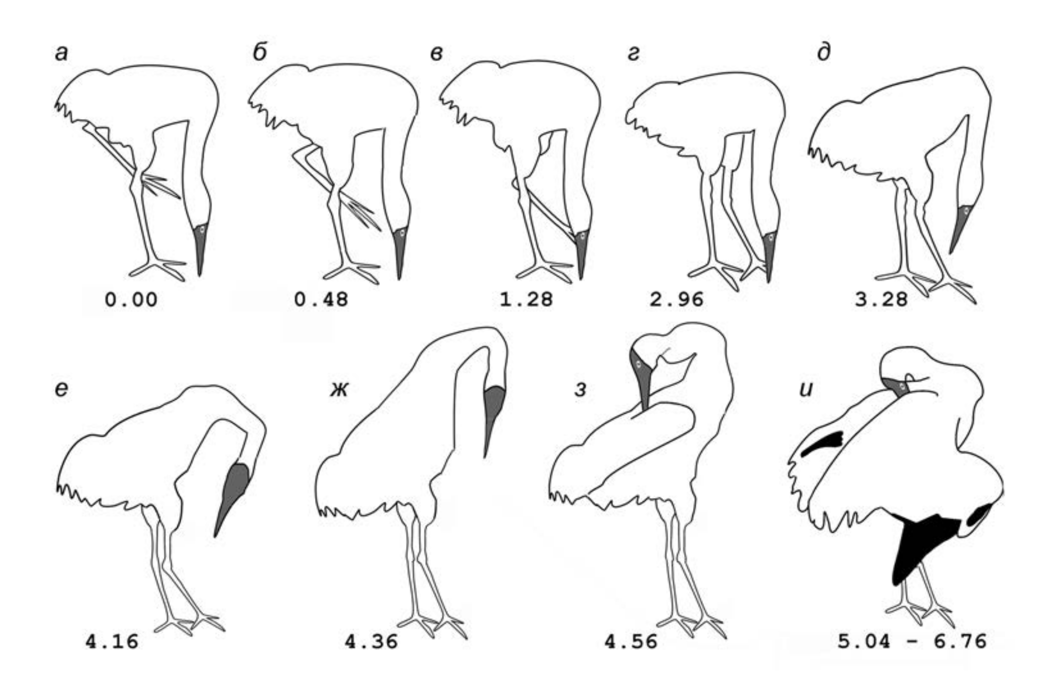


Рис. 3. Вариант 1 принятия позы *д* стерхом. Цифры – накопленные значения длительности, с.

этом этапе сбора данных, только в 8 случаях (16%) улавливается связь акции с комфортным поведением. Измерение на видеокадрах длительности удержания птицей клюва в области между спиной и третьестепенными маховыми дали разброс значений от 1.0 до 17.6 с (n = 27, среднее = 8.28 с, медиана = 7.65 с). За это время в 2 случаях отмечены слабые движения головой (типа «движений намерения»), в 4 случаях – однократные прикасания клювом к оперению спины и лишь дважды – «истинные» короткие чистки длительностью менее 20 с. Анализ распределения с использование 3 критериев непараметрической статистики показал, что оно выглядит составленным из двух разных выборок: с короткими и удлиненными чистками, при малом числе чисток, соответствующих средней величине или медиане (рис. 4*А*).

Хотя это впечатление статистически не подтверждается, можно было предположить, что в распределении присутствуют как «ритуальные» акции, так и зачаточные смещенные чистки оперения (displacement preening). Как будет показано ниже, это предположение оправдалось на втором этапе, когда наблюдения проводились систематически.

Из 50 поз *д*, зафиксированных видеосъемкой, 20 (40%) имели место в качестве «вставок» в секвенции замедленного хождения (как показано на рис. 3), 5 (10%) – после пребывания птицы в положении лежа (рис. 5, внизу) и трижды (6%) – в качестве заключительного элемента полета *ж* (рис. 5, вверху), который в данном случае был очевидной атакой на наблюдателя. Все эти 28 акций были проделаны у самой ограды вольера либо неподалеку от нее и могут без сомнений расцениваться как реакция на наблюдателя (предположительно, адресованная ему угроза).

Однако то же самое трудно утверждать в отношение еще 22 эпизодов, когда журавль принимал позу *д* в центре вольера. Эти ситуации имели место после привыкания птицы к присутствию наблюдателя, так что ее поведение не было явным образом ориентировано на человека. Из общего числа этих эпизодов в 18 (36% от всей выборки и

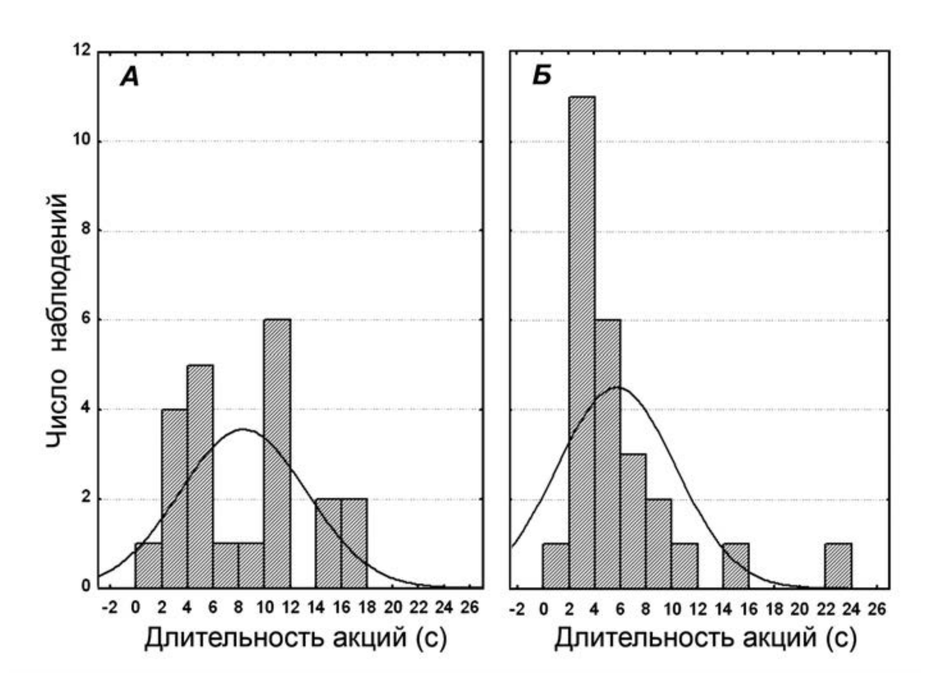


Рис. 4. Распределение длительностей заключительного фрагмента позы *д* у стерха. *А* – в присутствии наблюдателя, *Б* – в предгнездовой период.

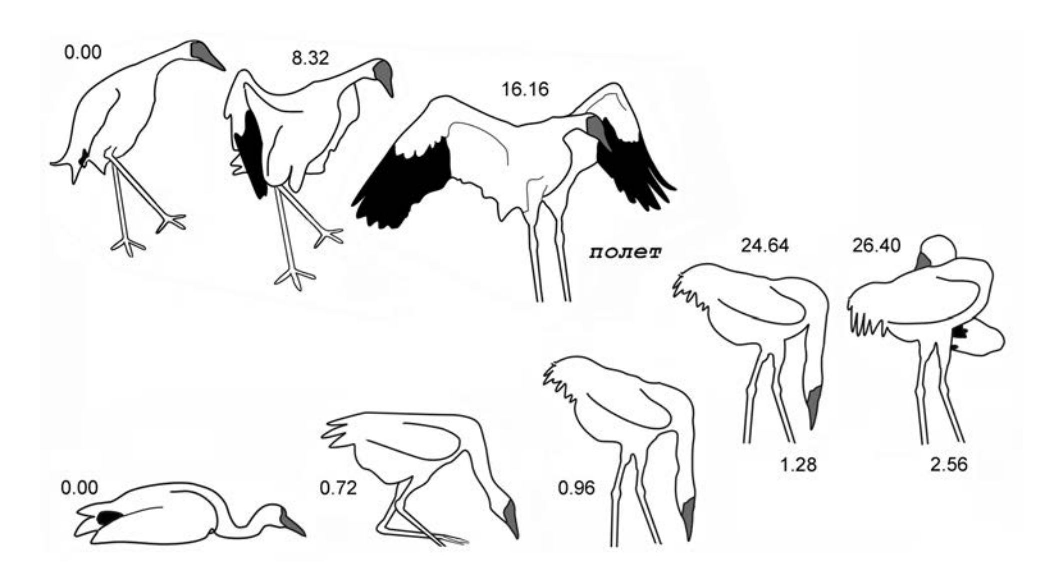


Рис. 5. Принятия позы *д* стерхом после полета (вверху) и из положения лежа (внизу). Цифры – как на рис. 3.

81.8% от той ее части, которая рассматривается здесь) поза *д* выглядела спонтанной акцией, не включенной в какие-нибудь секвенции моторного поведения. Типичный случай: состояние покоя – поза *д* – состояние покоя. По крайней мере в одном случае позу *д* почти синхронно приняли оба партнера.

Специального обсуждения заслуживают остающиеся 4 эпизода, в которых прослеживается связь мотивационной основы позы *д* с формами поведения, традиционно относимыми к категории полового (точнее, брачного) поведения. Мы имеем в виду унисональный дуэт. Так, например, в одном случае самец пребывал в позе *д*, когда к нему подошла самка. Она тут же начала воспроизводить свою партию унисонального дуэта, в ответ на что самец стартовал со свой партией еще тогда, когда его клюв находился между спиной и сгибом крыла. Все закончилось вполне стандартным длительным дуэтом. Иными словами, поза *д* без малейшей паузы явилась здесь начальным элементом типичного дуэтного поведения.

В другом эпизоде самка пребывала в позе *д* на вершине бугра в центре территории, где эта пара чаще всего воспроизводила унисональные дуэты. Когда самец направился в ее сторону, она вновь приняла позу *д* (через 12 с после предыдущей). Птица оставалась в этой позе, когда самец подошел ближе и проделал акцию интенсивного отряхивания (рис. 2a_1). Не дожидаясь ее окончания, самка начала свою партию дуэта, к которому присоединился и самец.

Заслуживает внимания еще один эпизод, косвенно указывающий на связь мотиваций, лежащих в основе как позы *д*, так и поведения при унисональном дуэте. В данном случае стерхом, содержавшемся в одиночестве, обе акции были проделаны неподалеку от ограды вольера (то есть как реакция на наблюдателя). Закончив партию унисонального дуэта, птица перешла к замедленному шагу (*г*) и через 16 с приняла позу *д*.

В связи со сказанным полезно сконцентрироваться на деталях моторики поведения в момент принятия позы *д*. Здесь четко выделяются два варианта телодвижений. Один из них ($д_1$ на рис. 2) показан в деталях на рис. 3. Это переход от позы *г* к позе *д*. Поскольку первая из них в подобных ситуациях есть заключительный элемент замедленного

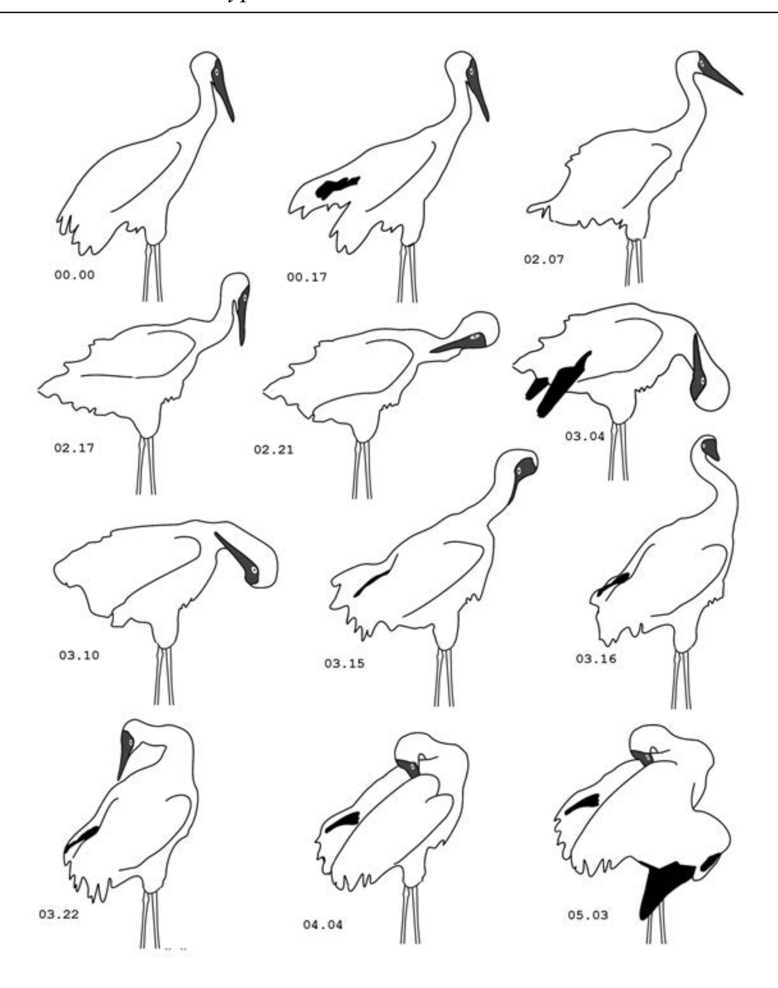


Рис. 6. Вариант 2 принятия позы *д* стерхом. Цифры – как на рис. 3.

хождения с опущенной головой, когда птица зондирует грунт и рвет клювом траву, в момент перехода к позе *д* травинки, еще удерживаемые в клюве, иногда взлетают в воздух (2 случая на видеопленке). При другом варианте ($д_2$ на рис. 2 и рис. 6) переход от повседневной позы к позе *д* по своей моторике идентичен началу партии унисонального дуэта (рис. 7). Это видно по ориентации клюва, движущегося своей вершиной назад и вверх, так что он на мгновение «перекрещивается с шеей птицы. В нашей выборке такое движение описано в 15 случаях из числа тех, где поза *д* зафиксирована без потери при съемке ее начальных фрагментов. Как можно видеть из рис. 8, распределения длительностей контакта клюва с оперением в этих двух вариантах акций схожи между собой в том, что оба смещены в сторону коротких контактов, достоверно отличаясь от нормального распределения. В то же время, между собой они не различаются статистически значимо.

Помимо особенностей движения клюва общим элементом для инициации позы *д* и начальной фазы партии унисонального дуэта оказывается интенсивное отряхивание. Оно присутствовало во всех без исключения эпизодах принятия позы *д* по второму варианту. Для унисонального дуэта этот компонент не является постоянным. Так, из 14

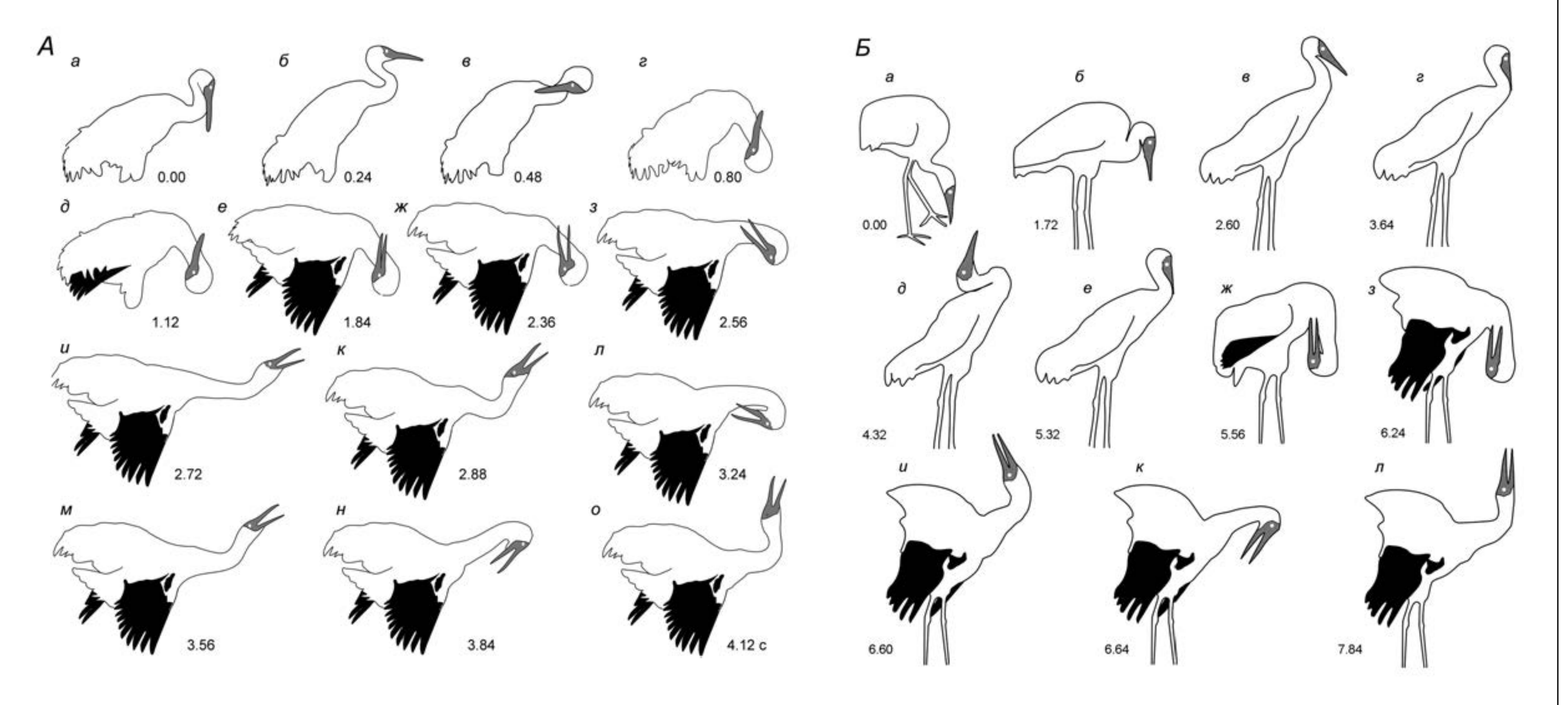


Рис. 7. Варианты воспроизведения партии унисонального дуэта самцами стерха. Объяснения в тексте. Цифры – как на рис. 3.

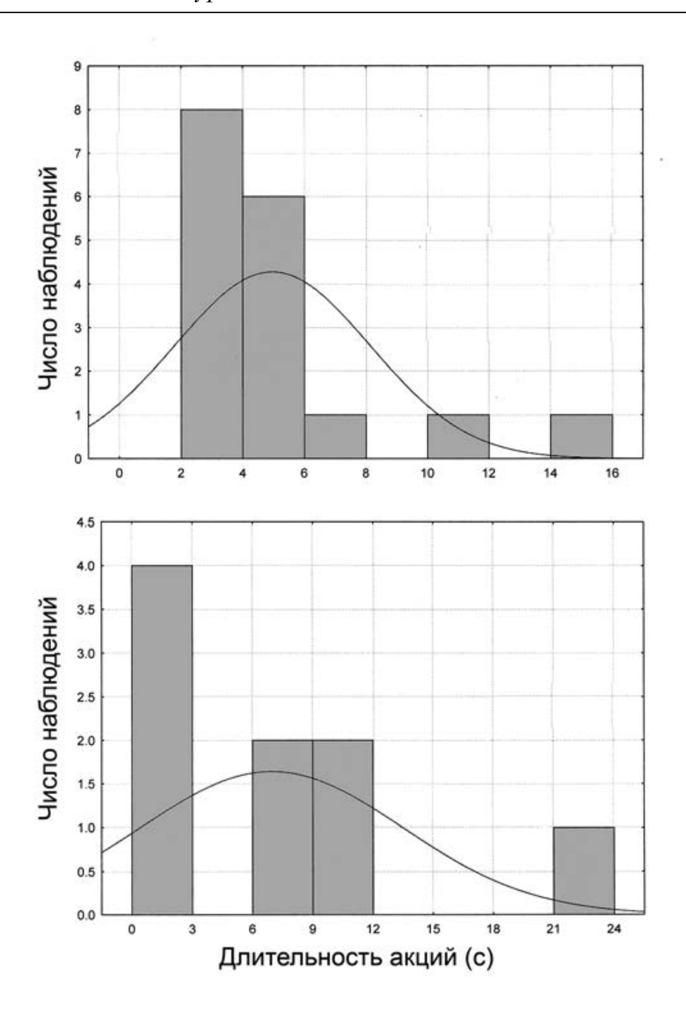


Рис. 8. Распределение длительностей заключительного фрагмента позы *д* у стерха. Вверху – вариант 1 принятия позы, внизу – вариант 2.

дуэтов, отснятых на видеопленку от начала до конца, отряхивание присутствовало только в 4 случаях.

Завершая описание результатов, полученных на предварительной стадии инвентаризации видоспецифических визуальных сигналов стерха, стоит сказать два слова об асимметрии движений опускания крыла в позе *д*. Здесь интересен вопрос, демонстрируется ли опущенное крыло противнику (в данном случае наблюдателю), т. е. можно ли рассматривать рисунок крыла с его контрастом черного и белого как некий релизер? Поскольку выборка, полученная на этом этапе, оказывается в целом анонимной, на видеоматериале не удается выяснить, использует ли в таких ситуация конкретная особь какое-то одно крыло или оба поочередно в соответствии с конкретной ситуации (взаимное расположение птицы и субъекта, которому сигнал адресуется).

В 29 случаях птицы опускали левое крыло и в 12 случаях – правое. Правда, в последовательности записей при спонтанных принятиях позы *д* движений одной и той же птицей она трижды опускала правое крыло (то есть использовала более редкий вариант телодвижения). Особый интерес представляет другая запись Здесь одна и та же самка 5

раз принимала позу *д* в качестве реакции на человека, стоящего вплотную к сетке вольера. Чередование в выборе крыльев птицей было случайным (л – п – л – п – л). При этом левое опущенное крыло дважды было обращено в сторону человека, один раз – в противоположную. Правое крыло по одному разу было обращено в ту или другую сторону. Этот эпизод, как кажется, дает основание усомниться в том, что паттерн крыла сам по себе может нести некую сигнальную функцию.

Сигналы, обслуживающие взаимодействия в период гнездования. Этот раздел базируется на наблюдениях над двумя парами в период за неделю-полторы до начала у них яйцекладки. Пара А отложила первое яйцо на следующий день (23.04), а пара Б – на третий день (25.04) после окончания наблюдений.

Первое, что выяснилось на этом этапе работы – это отсутствие отличий в репертуаре акций от описанных для ситуаций угрожающего поведения. Основное внимание при описании поведения в предгнездовой фазе репродуктивного цикла было сконцентрировано на характере использовании стерхами позы *д*, которая традиционно считается компонентом угрожающего поведения вида.

Как показано в табл. 1, частота этой позы на этом этапе репродукции весьма значительна. Для отдельных пар она составляет в среднем 2.23 и 2.06, по всей выборке – 2.15 на особь в час.

Попытки выявить какую-либо ситуационную специфичность позы *д* не увенчались успехом (табл. 2). Прежде всего обращает на себя внимание очевидная связь этой позы как с социальным, так и с комфортным поведением. Можно видеть, что включение данной акции в функциональные чистки оперения имело место в 27 (20.8%) эпизодах из 130 зафиксированных. Распределение длительностей того фрагмента акции, когда клюв остается в соприкосновении с оперением спины, также указывает на отсутствие явной границы между смещенными («ритуальными») и истинными (функциональными) чистками оперения (рис. 4*Б*). Как показывает анализ видеозаписей, наблюдается тенденция к увеличению числа комфортных движений клюва (от 0 до 43) с увеличением длительности пребывания птицы в позе *д*.

Сравнение в рис. 4*А* и 4*Б* показывает, что распределения этих длительностей в контекстах агонистического и «брачного» поведения различаются по соотношению коротких прикосновений клюва к спине и более протяженных. Доля первых значительно выше в выборке, полученной в предбрачный период (различия между средними $p = 0.06$ по критерию Стьюдента, между медианами $p = 0.03$ по критерию Манна-Уитни).

Что касается участия позы *д* в других видах активности, помимо комфортной, то и здесь она оказывается, по существу, универсальной. Эта акция присутствует как во взаимодействиях между птицами, как таковых, так и в качестве элемента гнездостроительного поведения. Однако чаще всего (55 эпизодов, 42.3%) не удается установить какой-либо очевидно связи позы *д* как с предшествующими ей, так и с последующими акциями особи. Такие проявления мы расценивали в качестве «спонтанных». Они одинаково характерны для периодов комфортной, кормовой и социальной активности, оказываясь, помимо всего прочего, также заключительным звеном процесса копуляции (оба случая, по которым имеются данные).

Проведенные наблюдения трудно формализовать настолько, чтобы представить их досконально в табличной форме. По существу, любой эпизод, в котором присутствует поза *д*, оказывается уникальным в том или ином качестве. Поэтому табл. 2 дает лишь сильно огрубленную картину происходящего. Чтобы показать более строго последовательность событий во время взаимодействий, где поза *д* может расцениваться, в принципе, как сигнальная акция, мы проанализировали характер брачных взаимодействий в эпизоде длительностью около 10 мин, зафиксированном на видеопленку в реальном времени (рис. 9). Заметим попутно, что этот эпизод не является исключением, но пред-

Таблица 1. Общее количество поз «*д*» за время наблюдений

Пара	Дата	Продолжительность наблюдений в утренние часы	Пол особей			Продолжительность наблюдений в вечерние часы	Пол особей		
			самец	самка	sex?*		самец	самка	sex?
А (*n*=64)	13.04	2 ч 40 *мин*	1	2	7	2 *ч* 35 *мин*	1	2	
	14.04	3 *ч* 40 *мин*	8	9	-	2 *ч* 15 *мин*	-	2	-
	15.04	3 *ч* 10 *мин*	7	9	1	1 *ч* 30 *мин*	1	4	-
	16. 04**	3 *ч*. 00 *мин*	2	4	-	-	-	-	-
	22.04	1 *ч* 40 *мин*	2	2	-	-	-	-	-
	Всего	14 *ч* 10 *мин*	20	26	8	6 *ч* 20 *мин*	2	8	-
Б (*n*=66)	13.04	-	-	-	-	2 *ч* 35 *мин*	8	4	1
	14.04	3 *ч* 40 *мин*	11	3	-	-	-	-	-
	15.04	3 *ч* 10 *мин*	15	6		1 *ч* 30 *мин*	1	-	-
	16. 04**	3 *ч*. 00 *мин*	6	3	1	-	-	-	-
	17.04	2 *ч* 45 *мин*	*Нет*	*Нет*	*Нет*	-	-	-	-
	18.04	0 *ч* 50 *мин*	2	3		-	-	-	-
	21.04	1 *ч* 00 *мин*	*Нет*	*Нет*	*Нет*	-	-	-	-
	22.04	1 *ч* 40 *мин*	1	1	-	-	-	-	-
	Всего	16 *ч* 05 *мин*	35	16	1	4 *ч* 05 *мин*	9	4	1

Прочерк означает отсутствие наблюдений в указанное время.
* В первый день наблюдений не различали пол партнеров.
** Спад социальной активности перед похолоданием.

Таблица 2. Ситуационные характеристики позы *д*. Количество зафиксированных акций и доля их от общего числа для данной пары проценты (%)

<table>
<tr><td rowspan="9">Пара А (n = 64)</td><td rowspan="2">В ответ на акции партнера по взаимодействию</td><td>в</td><td>д</td><td>е</td><td>ж</td><td>з</td><td>Танец</td></tr>
<tr><td>-</td><td>3
(4.7)</td><td>-</td><td>5
(7.8)</td><td>3
(4.7)</td><td>1
(1.6)</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Предшествующая акция отправителя сигнала</td><td>в</td><td>д</td><td>е</td><td>ж</td><td>з</td><td>Танец</td></tr>
<tr><td>1
(1.6)</td><td>-</td><td>4
(6.2)</td><td>6
(9.4)</td><td>1
(1.6)</td><td>1
(1.6)</td></tr>
<tr><td>При сокращении дистанции между партнерами</td><td colspan="6">4
(6.2)</td></tr>
<tr><td>При чистке</td><td colspan="6">8
(12.4)</td></tr>
<tr><td>Спонтанно</td><td colspan="6">27
(42.2)</td></tr>
<tr><td rowspan="9">Пара Б (n=66)</td><td rowspan="2">В ответ на акции партнера по взаимодействию</td><td>в</td><td>д</td><td>е</td><td>ж</td><td>з</td><td>Копуляция</td></tr>
<tr><td>-</td><td>1
(1.5)</td><td>-</td><td>-</td><td>2
(3.0)</td><td>-</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Предшествующая акция отправителя сигнала</td><td>в</td><td>д</td><td>е</td><td>ж</td><td>з</td><td>Копуляция</td></tr>
<tr><td>7
(10.6)</td><td>-</td><td>1
(1.5)</td><td>3
(4.5)</td><td>2
(3.0)</td><td>2
(3.0)</td></tr>
<tr><td>При сокращении дистанции между партнерами</td><td colspan="6">1
(1.5)</td></tr>
<tr><td>При чистке</td><td colspan="6">19
(28.9)</td></tr>
<tr><td>Спонтанно</td><td colspan="6">28
(42.5)</td></tr>
</table>

ставляет собой типичный пример координированного поведения самца и самки в предгнездовой период. Количество такого рода взаимодействий показано в табл. 2 под рубрикой «предшествующая акция, *ж*», где этой литерой обозначается полет одной птицы к другой либо синхронные полеты обеих (9 по выборке в целом, 6.9% случаев использования позы *д*). Напомним, что в материалах предыдущего раздела этот полет неизменно предшествовал атаке журавля на наблюдателя.

Анализ взаимной ориентации партнеров во время принятия ими обоими либо одним из них позы *д* не дает указаний на то, что ее компоненты (например, опущенное крыло) могут нести какую-либо определенную сигнальную функцию (подробнее об этом см. в разделе Обсуждение результатов).

Как следует из рис. 9, поза *д* в обоих ее вариантах оказывается не только характерным элементом последовательностей, включающих в себя также унисональный дуэт, но едва ли может быть отделена от последнего по характеру неких гипотетических мотиваций. Мы видим, что временные интервалы между этим двумя акциями могут быть предельно краткими (в данном случае 2.5, 16 и 24 с). Из этого с очевидностью следует, что поза *д* и дуэт в подобных контекстах позволительно рассматривать как частные звенья единой последовательности акций, проделываемых в присутствии полового партнера.

В этой связи полезно остановиться на феномене унисональных дуэтов в контексте брачного поведения. Суэй (Sauey, 1985), располагая данными преимущественно по территориальному поведению стерха на зимовках, сделал заключение, что «…унисональные дуэты функционируют скорее как угрожающая, нежели брачная демонстрация». Наши данные не подтверждают этого. В тех случаях, когда стерхи проявляли готов-

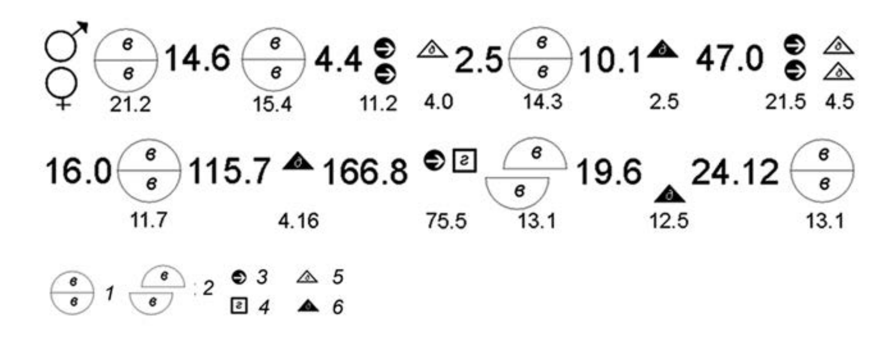


Рис. 9. Протокол записи фрагмента брачных игр стерха.
1 – дуэт, синхронное начало; *2* – дуэт, асинхронное начало; *3* – полет; *4* – поза *г*; *5* – поза *д*, первый вариант; *6* – поза *д*, второй вариант (см. рис. 2). Цифры – длительность соответствующих акций.

ность к копуляции (позы *з* у самца и самки, сопровождаемые соответствующей вокализацией), за этим почти без перерыва могли следовать унисональные дуэты. В трех таких случаях, зафиксированных на видеопленку, интервалы между предсовокупительным поведением и последующими дуэтами составляли 12.4, 13.5 и 13.8 с. Трудно представить себе, что за столь короткое время могла происходить смена половой мотивации на агрессивную. Добавим, что дуэты входят стандартным элементом в протяженные во времени взаимодействия, которые трудно охарактеризовать иначе, чем «брачные игры» (рис. 9). Стоит также отметить, что средняя длительность дуэтов в нашей выборке (13.04 с, $n = 31$) заметно выше, чем та, что приведена в работе Суэй (Sauey, 1985) по территориальному поведению стерха на зимовках (9.0 с, $n = 584$). Это может свидетельствовать о более высоких уровнях мотивации в «брачных» дуэтах, нежели в тех, которые рассматриваются как звено территориального поведения.

Унисональный дуэт представляет собой стандартный компонент поведения половых партнеров на стадии готовности к яйцекладке. Как видно из табл. 3, частота этих акций в периоды высокой социальной активности подчас достигает значения 12.2 (пара А утром 13 апреля). Из таблицы видно, впрочем, что разные пары могут существенно различаться по этим показателям. Часть зафиксированных нами дуэтов мы рассматривали предположительно в качестве стимулированных вокализацией журавлей из соседних вольер (как стерхов, так и двух других видов – серого и японского). Однако практически во всех сеансах наблюдений у пар, находившихся под нашим наблюдением, численно преобладали спонтанные унисональные дуэты (табл. 3).

«Стимулированный» дуэт партнеры проделывают без малейшей задержки после внешнего акустического воздействия, подчас находясь на расстоянии друг от друга в разных участках вольера. Те же взаимодействия данного типа, которые воспроизводятся парой самопроизвольно («спонтанно»), часто, хотя и не всегда, предваряются характерной моторикой. Птицы сближаются и движутся на расстоянии в несколько метров параллельными курсами или же друг за другом. Непосредственно перед дуэтом самец (реже оба партнера) опускает голову, почти касаясь клювом земли и медленно переступает с ноги на ногу, проделывая при этом медленный полуповорот неподалеку от самки. При этом локомоция очень напоминает замедленный шаг (см. описание репертуара 4, *г*), используемый в других ситуациях как элемент угрозы. В данном случае шаг менее акцентирован в том смысле, что птица поднимает ступни на меньшую высоту. Описанное поведение документировано видеозаписями в 10 эпизодах из 23, не предварявшихся полетом *ж* и зафиксированных полностью, включая эту начальную фазу взаимодействия.

Таблица 3. Частота унисональных дуэтов у двух пар стерха

Пара	Дата	Продолжительность наблюдений в утренние часы	Спонтанные акции	$x_{ср}$	Внешняя стимуляция	$x_{ср}$	Дата	Продолжительность наблюдений в вечерние часы	Спонтанные акции	$x_{ср}$	Внешняя стимуляция	$x_{ср}$
А	13.04	2 *ч* 40 *мин*	24	9.0	17	6.4	13.04	2 *ч* 35 *мин*	13	5.0	1	5.0
	14.04	3 *ч* 40 *мин*	20	5.5	6	1.6	14.04	2 *ч* 15 *мин*	3	1.4	2	0.1
	15.04	3 *ч* 10 *мин*	13	4.1	9	2.8	15.04	1 *ч* 30 *мин*	3	2.0	3	2.0
	16.04	3 *ч* 00 *мин*	10	3.3	3	3.3	-	-	-	-	-	
	Всего	14 *ч* 10 *мин*	67	4.7	35	2.8	Всего	6 *ч* 20 *мин*	19	3.0	6	0.9
Б	13.04	-	-	-	-	-	13.04	2 *ч* 35 *мин*	8	3.1	1	0.4
	14.04	3 *ч* 40 *мин*	-	0.0	7	1.9	-	-	-	-	-	-
	15.04	3 *ч* 10 *мин*	3	0.9	1	0.3	15.04	1 *ч* 30 *мин*	2	1.3	1	0.7
	16.04	3 *ч* 00 *мин*	2	0.7	2	0.7	-	-	-	-	-	-
	Всего	9 *ч* 50 *мин*	5	0.5	10	1.0	Всего	4 *ч* 05 *мин*	10	2.4	2	***0.5***

Таблица 4. Сравнение наблюдаемого и ожидаемого распределений частоты дуэтов в 10-минутных интервалах

Число дуэтов в 10-минутном интервале	0	1	2	3	4	5	6
Частота наблюдений	10	11	10	0	1	0	1
Доля от общего числа наблюдений. %	30.3	33.3	30.3	0.0	3.0	0.0	3.3
Ожидаемая доля. %	27.6	36.8	23.2	9.2	2.6	0.5	0.1

В 4 случаях дуэт воспроизводился при посадке после полета *ж* (в двух случаях у самки, совершавшей посадку вплотную к самцу). Еще в 3 случаях между полетом и дуэтом отмечена «вставка» в виде позы *д* (рис. 9).

Говоря о моторике при исполнении дуэта как такового, следует отметить, что она несколько отличается, по крайней мере у самцов, от того, что мы видели в момент реакции на наблюдателя. Именно, в брачный период движения воспроизводятся со значительно большей амплитудой (сравни рис. 7*А* и 7*Б*). По характеру моторики они полностью соответствуют дуэтному поведению самцов при наиболее напряженных территориальных конфликтах в период зимовки (Sauey, 1985).

Анализ распределения дуэтов во времени наводит на мысль, что характер их следования подчиняется спонтанным (эндогенным) циклическим изменениям мотивационного состояния (см., например, Панов и др., 2004). Распределение числа дуэтов, приходящихся на 10-минутный интервал, статистически значимо отличалось от биномиального распределения, ожидаемого в том случае, если бы дуэты были распределены во времени случайно. Интервалы с малым (0 и 2 дуэта), и с максимальным числом дуэтов (6) встреча-

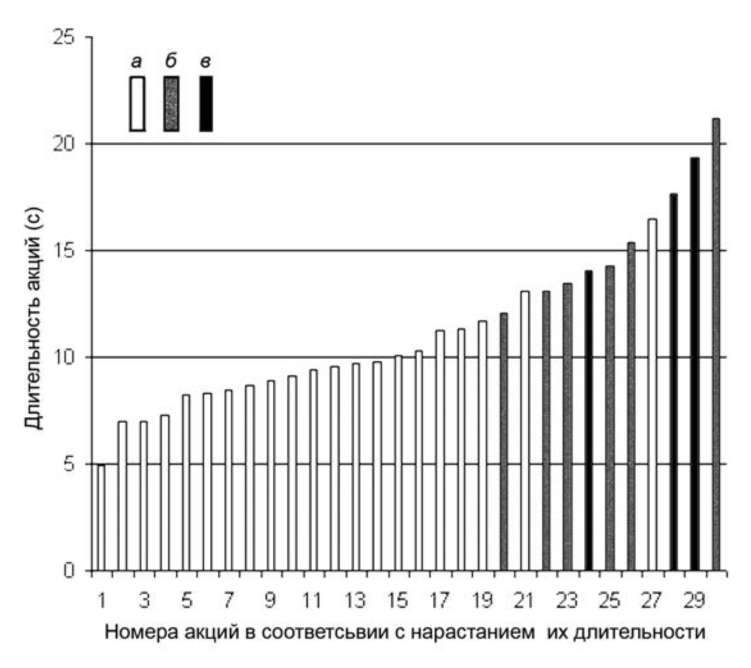


Рис. 10. Вариации в длительности дуэтов. *а* – дуэты пары А в повседневных ситуациях, *б* – у нее же в момент брачных игр, *в* – у пары Б в повседневных ситуациях.

лись чаще, а интервалы с промежуточным числом дуэтов (3) – реже ожидаемого (табл. 4, критерий Колмогорова-Смирнова, $D = 0.34$, $p<0.01$). Дуэты, совпадавшие по времени с криками журавлей из соседних вольеров, не учитывались, так как могли быть спровоцированы этими криками. Полученный результат может означать, что дуэты выполняются сериями, с короткими паузами внутри серий и длинными – между сериями.

Иными словами, здесь может иметь место соответствие происходящего «гидравлической модели» Конрада Лоренца. В пользу этого заключения говорят и некоторые другие факты. Например, у пары Б, которая вступает в дуэтные взаимодействия существенно реже пары А, дуэты достоверно длиннее (между средними p=0.03 по критерию Стьюдента, между медианами p=0.01 по критерию Манна-Уитни). Длиннее они и при повышении уровня социальных мотиваций, именно, в момент брачных игр у пары А (рис. 10). Иными словами, можно предположить, что характер рассматриваемых и подобных им акций зависит в большей степени от эндогенных факторов, нежели от контекста происходящего.

На основе изложенных материалов приходится заключить, что из всех рассмотренных форм поведения («сигналов») ситуационно специфичной оказывается одна лишь акция «вырывания травы». Она и в наших наблюдениях в рекогносцировочный период работы, и у стерхов в природе (на зимовках) стандартно присутствует в контексте территориального поведения (Sauey, 1985).

Сигнальное поведение даурского журавля

Упрощенная схема репертуара акций, которые можно трактовать в качестве коммуникативных сигналов, показана на рис. 11. Как и у стерха, большинство их связаны друг с другом в непрерывные последовательности, так что вычленение из общей канвы социального поведения неких изолированных «сигналов» может быть зачастую сделано лишь искусственно.

Как и в предыдущем разделе, ради удобства описания мы выделяем в репертуаре вида здесь 7 следующих моторных координаций.

1) *а* – интенсивное отряхивание, которое следует за чередующимися покачиваниями правого и левого крыльев и практически неизменно предшествует акции *б*.

2) *б* – поклон с последующим прикосновением клюва к оперению груди (вместе с *а* может соответствовать демонстрации ruffle-down англоязычных авторов – см. список литературы).

3) *в* – партия самца в унисональном дуэте (поведение самки в этих взаимодействиях существенно иное). Показаны лишь две начальные трансформации из протяженной серии однотипных движений. По окончании дуэта для самца характерна короткая чистка оперения спины. Это обстоятельство, как и откинутая назад голова в начальной фазе партии дуэта (рис. 11$в_1$), указывают на сходство акции с таковой под рубрикой *д* (см. ниже).

4) *г* – последовательность движений перед нападением на оппонента при территориальном конфликте. Непосредственно перед атакой они принимают форму, во многом (хотя и не полностью) соответствующую следующей акции *д*.

5) *д* – последовательность движений, отчасти подходящая под описание акции “catapult” у других видов журавлей (в частности, редко у стерха). Различие состоит в том, что здесь после двух-трех интенсивных взмахов расправленными крыльями голова движется назад (а не вперед и вниз) и переходит в короткую смещенную чистку оперения спины («искривление», warping по терминологии Masatomi, 1983)

6) *е* – поза самца и самки в преддверии копуляции. Часто сохраняется во время своеобразного «парадного шага».

7) *ж* – предсовокупительная поза самки. Единственная демонстрация, несущая однозначную коммуникативную функцию. Вслед за копуляцией следует акция *д*, а за ней – цепочка *а-б* (Masatomi, 1983)

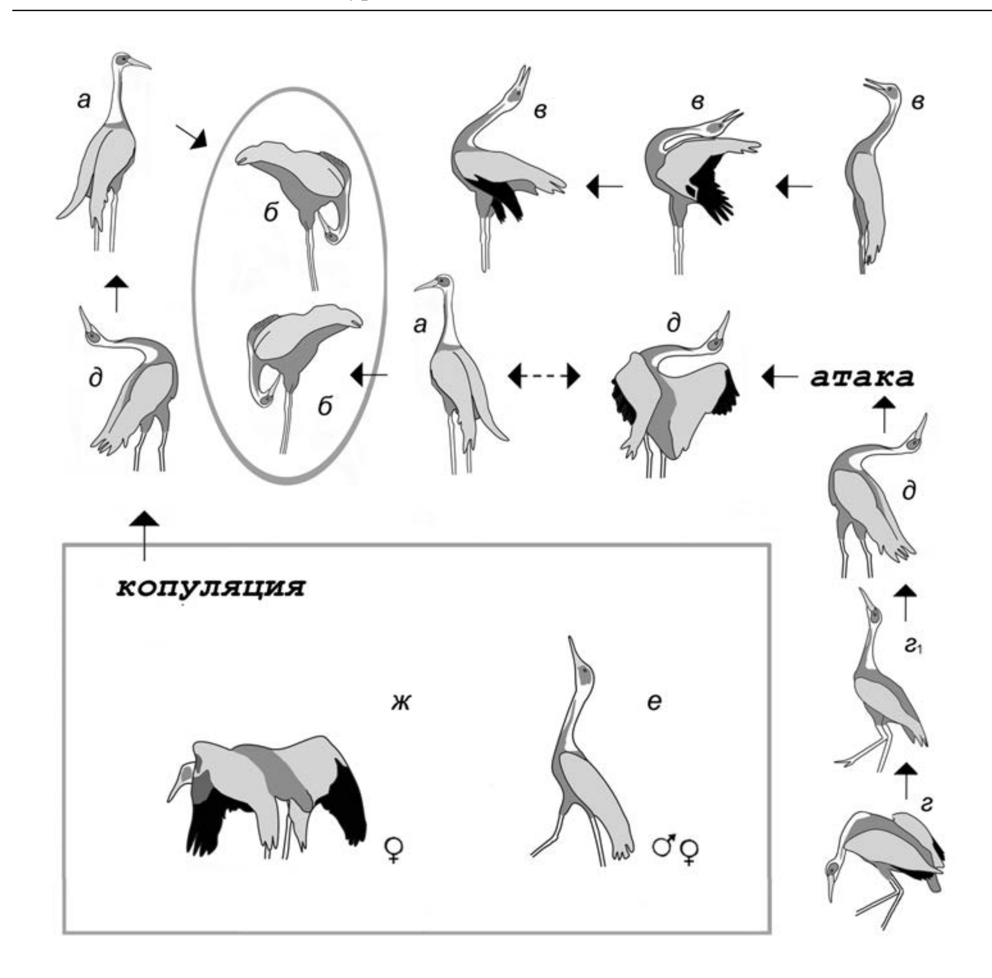


Рис. 11. Структура сигнального поведения даурского журавля. Объяснения в тексте.

В напряженном социальном контексте птица может ненадолго принимать положение лежа, которое можно рассматривать здесь как элемент агонистического поведения. Танцы приходится наблюдать несколько чаще, чем у стерха (см. фото в рубрике «Птицы: сигнальное поведение» на сайте www.panov-ethology.ru). Если они и различаются у этих двух видов, то совершенно незначительно.

Нетрудно видеть, что интересующее нас поведение даурского журавля выглядит беднее, чем у стерха. Одно из важных различий состоит в том, что цепочки взаимосвязанных акций здесь заметно короче по их количеству.

При этом, однако, характер использования сигналов в коммуникативном процессе ничем принципиально не отличается от того, что мы видели у стерха. Мы имеем в виду отсутствие ситуационной специфичности тех форм поведения, которые в привычных терминах не назовешь иначе, чем акциями «высоко ритулизованными». Речь идет о двух таких моторных координациях, на которых мы и сосредоточим свое внимание.

Поза *б* (рис. 12) выглядит акцией, наиболее часто воспроизводимой даурскими журавлями. Мы не можем дать усредненных оценок частоты ее использования на больших временах, поскольку не имели возможности протоколировать достаточно длительные непрерывные наблюдения. Поэтому ограничимся несколькими примерами. В видеозаписи длительностью 11.5 мин, где зафиксированы попытки свободноживущей пары

изгнать со своей территории японского журавля, эту позу наблюдали 7 раз у самки (плюс два отряхивания с незаконченными поклонами) и 3 раза у самца. За 4 мин видеозаписи в момент появления на участке той же пары двух посторонних конспецификов, у 4 птиц акция *б* зафиксирована на пленке 9 раз. Приведенные цифры могут быть занижены, поскольку в обоих случаях не все особи попадали в кадр. В третьей, повседневной ситуации порядок действий у членов резидентной пары журавлей был следующим: в 11 ч 28 мин акция *б* у самца, в 11.30 дуэт, в 11.34 та же поза у самки, в 11.35 – у самца, в 11.36 – у самки.

В указанных трех случаях контексты происходящего были различными. В первом из них открытая агрессия пары к пришельцу (самка нападала на японского журавля 4 раза, самец участвовал в атаке 1 раз). Во втором случае никаких элементов антагонизма между хозяевами участка и пришельцами не наблюдали. В третьем эпизоде посторонние особи вида вообще отсутствовали.

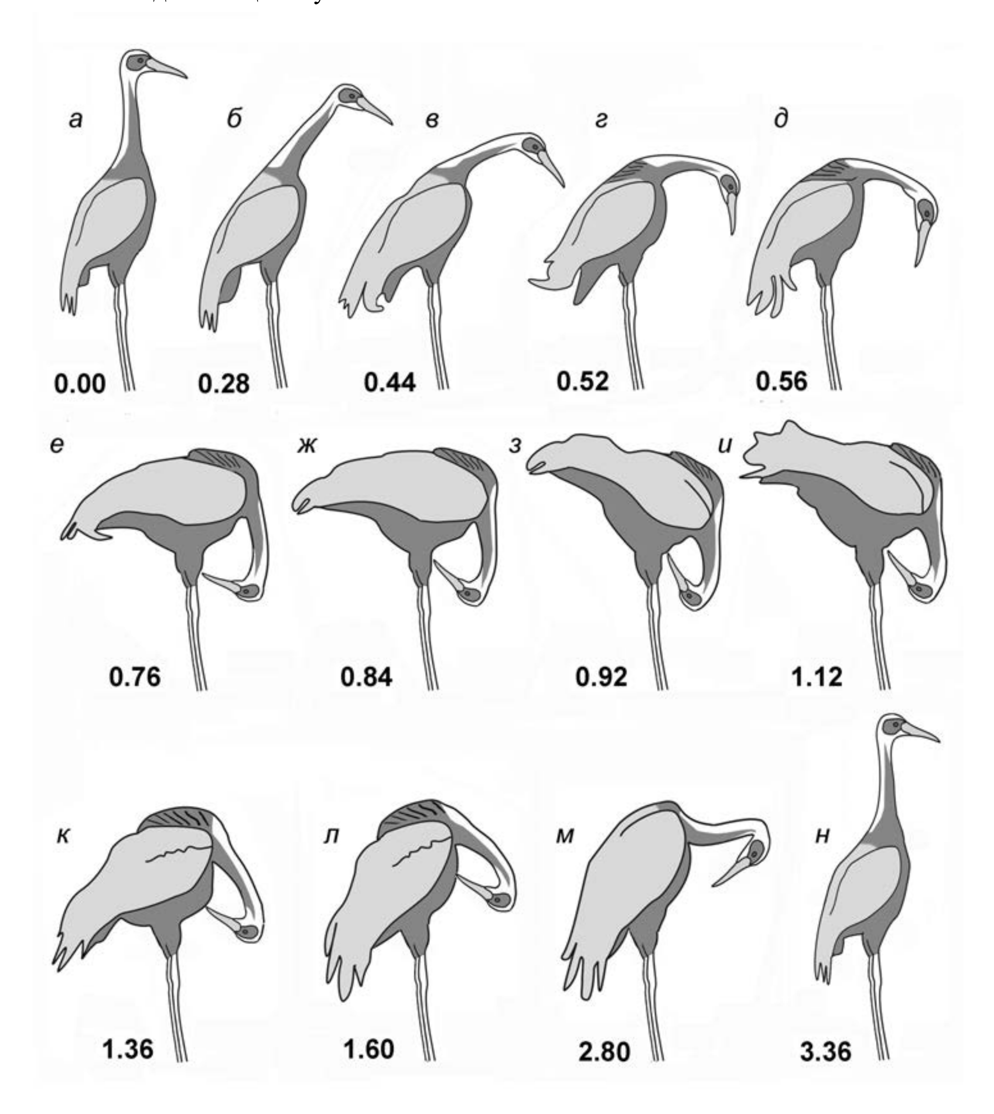


Рис. 12. Акция *б* у даурского журавля. Цифры – как на рис. 3.

Следует подчеркнуть, что во всех трех упомянутых эпизодах наряду с акцией *б* имели место и другие, перечисленные выше как элементы сигнального репертуара. Именно, дуэты (2 в первом случае, по одному в двух других), а также акция *д*, которая в первом эпизоде следовала за каждым нападением даурского журавля на японского и один раз была воспроизведена самкой спонтанно, вдали от оппонента.

Мы располагаем данными по длительности контакта клюва с оперением груди в 59 позах *б*. Характер полученных распределений с очевидностью свидетельствует о связи этой акции с комфортным поведением чистки оперения. Об этом говорит присутствие, наравне с пощипываниями клювом оперения груди (когда челюсти производят лишь очень короткие размыкания и смыкания ничтожной амплитуды), продолжительных сеансов, при которых движения чистки вполне определенны. Последних больше всего в позе *б* в контексте агонистического поведения (рис. 13). Однако это распределение не отличается достоверно от всех прочих, как и они между собой (табл. 5).

Прочие вариации состоят в следующем. Поклон после отряхивания может быть незакончен, так что клюв вообще не касается груди. Иногда две позы б следуют друг за другом с короткой паузой. Редко (в 5 случаях из 43) после положения «клюв у груди» следует короткая чистка оперения спины.

Этот последний элемент оказывается общим для позы *б* и другой моторной координации, означенной литерой *д* (рис. 14). После этой акции контакт клюва с оперением спины зафиксирован в видеозаписях в 13 случаях (в 10 случаях также после дуэта). Характер распределения длительности этих «чисток» таков же, как при контакте клюва с оперением груди (рис. 15). Различия между объединенной выборкой по прикосновения клюва к груди (Хинганский заповедник и Сычево, медиана 4.04 с) и объединенной выборкой чисток спины статистически недостоверны (медиана 5.30, p=0.34, критерий Манна-Уитни).

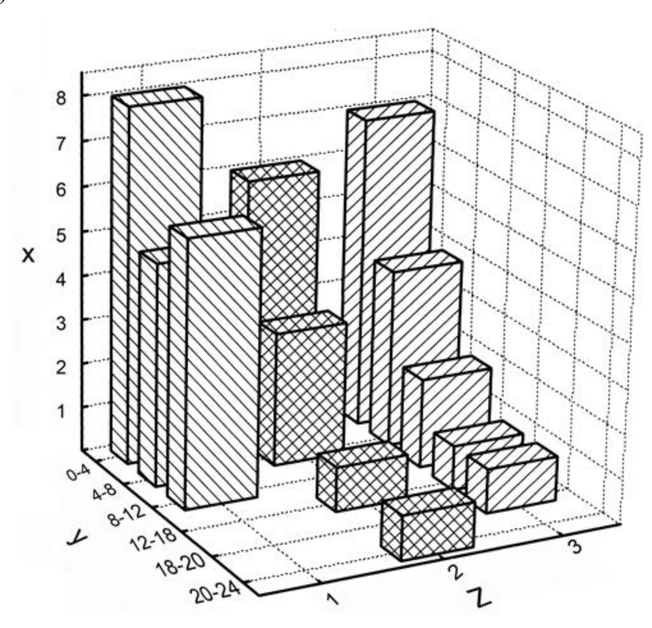


Рис. 13. Распределение длительностей заключительного фрагмента позы *б* (чистки оперения груди) у даурского журавля.
На оси Z: 1 – в контексте агонистического поведения (Хинганский заповедник), 2 – спонтанно у одиночных особей (там же), 3 – все акции самца (Сычево). По оси X – время (с), по оси Y – количество наблюдений.

Интересно, что вся последовательность движений, изображенная на рис. 14, наблюдается только в случае воспроизведения акции в спонтанном режиме (в частности, в составе ансамблей комфортного поведения). В агонистических же взаимодействиях элементы, показанные на этом рисунке в позициях *б-г,* отсутствуют. Перед нападением на оппонента можно наблюдать лишь мимолетную последовательность *д-и*, а сразу по окончании атаки – цепочку движений *и-о.* Любопытная особенность рассматриваемой моторной координации состоит в том, что в заключительной ее фазе журавль обычно оступается. Вероятно, это объясняется тем, что при стремительном (0.4 с) отведении головы назад птица на мгновение теряет контроль над вестибулярным аппаратом.

При том, что мы обнаруживаем связь конструкции *д* как с комфортным, так и с агрессивным поведением, она в терминах классической этологии представляет собой типичную «ритуализованную» акцию, регулярно воспроизводимую в режиме вакуумной активности (спонтанно).

В заключение этого раздела следует подчеркнуть, что все рассмотренные здесь компоненты сигнального репертуара могли следовать друг за другом в самых разных сочетаниях, нередко с паузами порядка минуты и менее. В состав таких цепочек регулярно входят конструкции *б* и *д*. Примерами могут служить следующие последовательности: поза *б*–дуэт (и в обратном порядке), поза *д* – дуэт, поза *д* – танец и т.д. Особенно бросается в глаза отсутствие какой-либо ситуационной специфичности в использовании ак-

Таблица 5. Сравнение разных выборок по длительности позы *б* у даурского журавля

Объект наблюдений	Выборки по категориям поведения и по половой принадлежности особей, принимавших данную позу	*n*	1	2	3	4	5	6	7
Свободноживущая пара (Хинганский заповедник)	1. Агонистическое поведение	19	–	0,71	X	X	0,49	0,25	0,30
	2. Спонтанно, одиночная особь	11		–	X	0,65	0,50	0,19	0,29
	3. Объединенная выборка	38			–	X	0,42	0,17	0,20
	4. Объединенная выборка (исключая спонтанные акции одиночек)	27				-	0,48	0,22	0,26
Пара в вольере (зоопитомник Сычево)	5. Самец	15					–	0,84	X
	6.Самка	6						–	X
	7. Объединенная выборка	21							–

Примечание. Применен критерий Манна-Уитни. Буквой «X» обозначены недопустимые сравнения всей выборки с её частью. Например, «1. Агонистическое поведение» – это часть выборки «3. Объединенная выборка», а также выборки «4. Объединенная выборка (исключая спонтанные акции одиночек)».

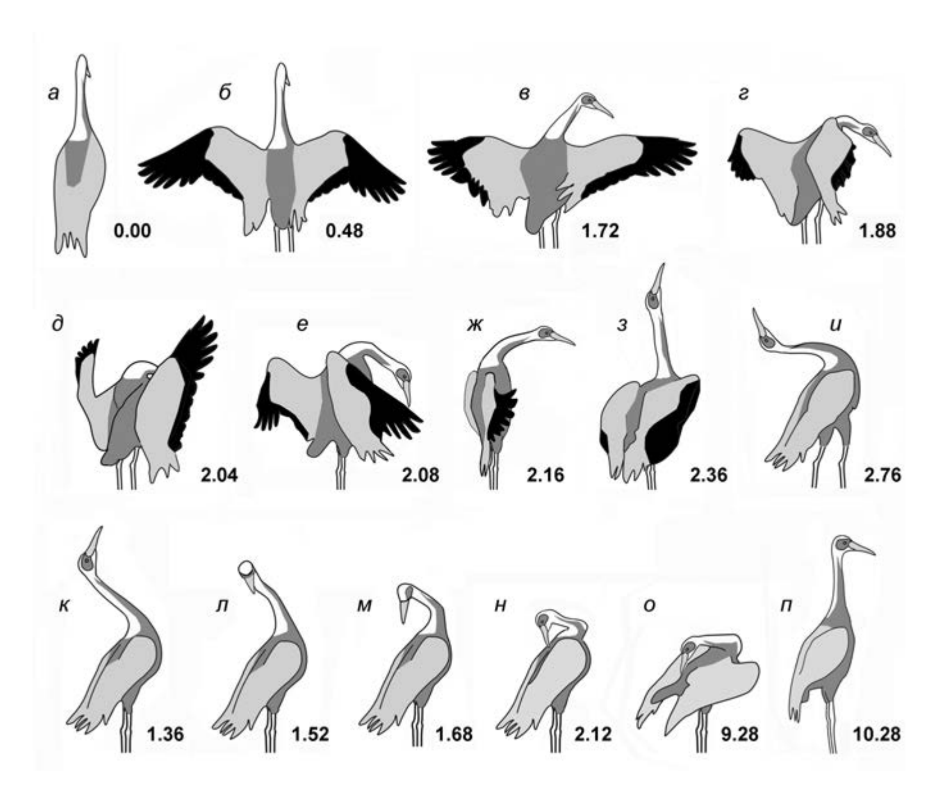


Рис. 14. Акция *д* у даурского журавля. Цифры – как на рис. 3.

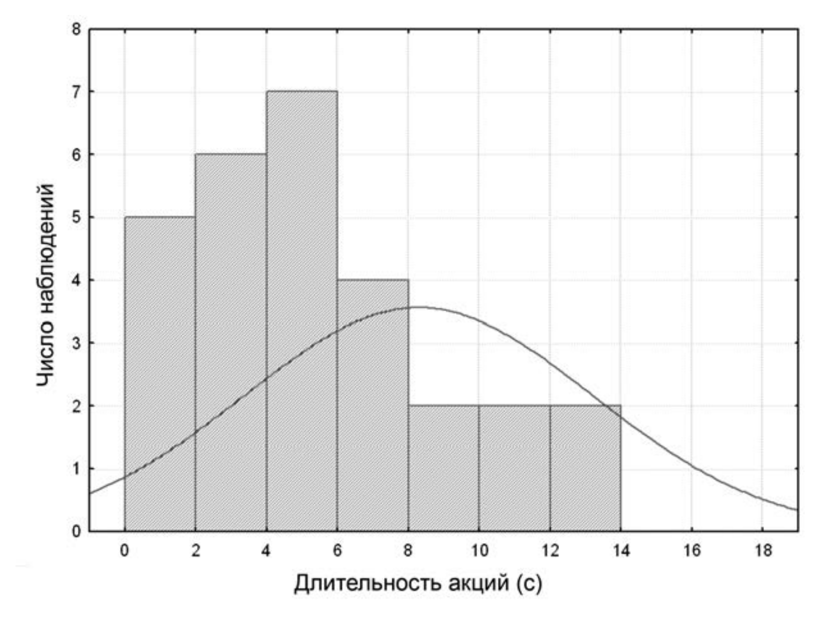


Рис. 15. Распределение длительностей заключительного фрагмента позы *д* (чистки оперения спины) у даурского журавля.

ции *б*, а также взаимодействия при унисональном дуэте. К сожалению, недостаток места не позволяет остановиться на подробном разборе множества свидетельств в пользу такого заключения. Что касается рассмотрения прочих компонент сигнального поведения даурского журавля (например, взаимодействий при копуляции), то оно выходит за рамки основной темы статьи.

Сигнальное поведение японского журавля

Ранее для этого вида было приведено гораздо более полное описание сигнального поведения, чем в отношении стерха и даурского журавля. К сожалению, для большей части компонентов это описание дано в виде статичного перечня поз (Masatomi, Kitagawa, 1975), что, на наш взгляд, не дает адекватного представления о сигнальной системе вида, как неком системном образовании.

Не повторяя сказанного в указанной работе, мы остановимся преимущественно на тех формах поведения японского журавля, в которых можно видеть параллель явлениям, описанным выше для двух других видов. Имеются в виду акции смещенной чистки оперения и используемые при этом моторные координации. Эти чистки ориентированы в основном на те же участки оперения, что и у стерха (спина) и даурского журавля (спина и оперение низа тела). В последнем случае чистки у японского журавля направлены главным образом на бока брюха, а не на грудь, как у даурского журавля.

Более существенное отличие этих акций японского журавля от того, что мы видели у двух других видов, состоит в следующем. У стерха мишенью смещенных чисток служит только спина. У даурского журавля чистки спины и груди относятся, как правило, к разным моторным координациям. Что касается японского журавля, то здесь те и другие входят в качестве составных элементов в цепочки действий, порой достаточно протяженные во времени. В ситуациях напряженного социального контекста эти цепочки включают в себя также особую моторную координацию («поза арки», arch в англоязычных источниках, – рис. 16 *е – з*) либо завершаются ей. Эта акция сопровождается глухим коротким «рычанием».

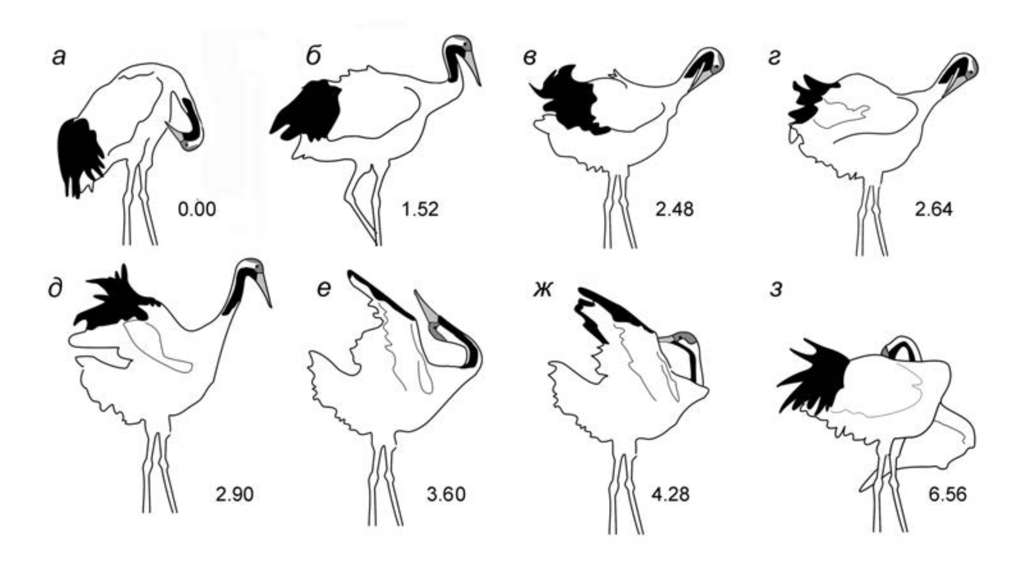


Рис. 16. Фрагмент изменений моторики японского журавля в контексте агонистического поведения. Цифры – как на рис. 3.

Все это весьма важно в плане сопоставлений поведения рассматриваемых видов, ибо показывает, что у японского журавля оно организовано совершенно иначе, чем у двух ранее рассмотренных видов. Если у тех поведение предельно ригидно (машинообразно), то здесь оно обладает определенной степенью свободы.

В качестве примеров приведем схематическую запись 6 цепочек акций (из 36 пригодных для анализа), которые следовали в приведенном порядке одна за другой в момент пребывания самца японского журавля на чужой территории, охраняемой парой даурских журавлей. Все 3 птицы находились в состоянии нервного напряжения, что время от времени выливалось в нападении хозяев на пришельца (либо, реже, пришельца на них). Литеры в этих записях соответствуют обозначениям на рис. 16. Буква «л» в скобках означает опускание левого крыла, буква «п» – правого.

з(л)-*а*-*а*-*а*- *з*(п)-*з*(п)-*а*-*а*-*з*(л)-*а*-*а*-*а*-*з*(л)-*а*-идет

з(л)-*а*-*а*-*з*(п)

а-*з*(п)-*а*-*з*(п)-*а*-*з*(л)-*а*-***в-ж-з***(п)-*з*(л)-з(п)

з(п)-з(л)-*а*-*з*(л)-*а*-*а*-*з*(п)-*а*-*а*-***в-ж-з***(п)-з(л)-а

в-ж-з(п)

лежит-*ж-з*(п)-*а*-идет

Полужирным шрифтом выделена наиболее устойчивая конструкция: отряхивание с резким наклоном головы вниз из верхнего ее положения (ruffle-bow-up англоязычных авторов) – «поза арки»–опускание крыла с последующей смещенной чисткой оперения спины. Эта же последовательность, за вычетом отряхивания, показана в последней записи, где сочетание *ж-з* (подчеркнуто) произошло в момент вставания птицы из положения лежа. Здесь для отряхивания попросту «не было времени». То же самое (отсутствие «вводной» акции отряхивания) мы видим и при ответных реакциях птицы на нападение даурского журавля. В одном таком случае японский журавль принял «позу арки», в другом за ней последовали опускание крыла и смещенная чистка оперения спины. «Позу арки» принял японский журавль и в том эпизоде, когда он ответил атакой на нападение хозяина территории.

Создается впечатление, что «поза арки» столь же ситуационно неспецифична, как поза *д* у стерха (сходство с которой цепочки *ж-з* не вызывает сомнений) и поза *б* у даурского журавля. Она оказывается весьма характерным элементом танцев у этого вида и наблюдается по окончании копуляции (Masatomi, 1983). По нашим наблюдениям, в последнем случае эта поза иногда сопровождается опусканием крыла и смещенной чисткой оперения спины – точно так же, как в проявлениях агонистического поведения. Наконец, она может выступать в форме вакуумной активности, т.е. совершенно спонтанно.

Быстрая смена акций в составе описанных их цепочек приводит к тому, что каждая акция не столь акцентирована, как мы видим это у двух других видов. Иными словами, здесь менее выражен момент фиксации той или иной позы во времени. Сказанное подтверждается сопоставлением длительностей смещенных чисток, которые в большинстве случаев достоверно короче у японского журавля, чем у стерха и даурского (табл. 6).

Таблица 6. Сравнение длительности контакта клюва с оперением спины и брюха у трех видов журавлей (средние, в скобках медианы)

	Чистки спины	Чистки брюха
Стерх	8.28 (7,65[а])	–
Даурский	5.60 (5,30[б])	5.48 (4,10[в])
Японский	3.58 (3,05[аб])	2.96 (3,00[в])

Медианы с одинаковым надстрочным индексом различаются между собой статистически значимо по критерию Манна-Уитни: [а] p=0.0001; [б] p=0.02; [в] p=0.01.

В итоге можно сказать, что в терминах классической этологии рассмотренные компоненты сигнального поведения у японского журавля «менее ритуализованы», чем у двух других видов. Это заключение весьма важно для дальнейших рассуждений при заключительном обзоре полученных данных.

Обсуждение

Гипотеза ритуализации, предложенная Н. Тинбергеном более полувека тому назад, относится к основополагающим построениям классической этологии. За это время она обрела статус достоверного знания, хотя мне неизвестны попытки рассмотреть ее критически на конкретном эмпирическом материале. Возражения, сделанные одним из авторов настоящей статьи ранее (Панов, 1983), были чисто умозрительными, как и сама гипотеза.

Особенности той категории поведения журавлей, которая подпадает под определение коммуникации, оказываются идеальным материалом для проверки предсказаний гипотезы Н. Тинбергена. Но прежде чем суммировать под этим углом зрения результаты нашего исследования, необходимо коротко рассмотреть аргументацию автора гипотезы.

Смещенная активность как материал для формирования ритуализованных коммуникативных сигналов. Суть гипотезы состоит в том, что некоторые фрагменты так называемого «повседневного» поведения, которые первоначально не несли коммуникативной функции, под действием естественного отбора постепенно приобретают некие броские, экстравагантные формы и становятся, тем самым, социально значимыми стимулами (социальными релизерами, демонстрациями). Процесс был интерпретирован Н. Тинбергеном как «отделение» (эмансипация) коммуникативных сигналов от «аморфной» цепи повседневного поведения.

Эти поведенческие инновации, согласно гипотезе, приобретают свойство «разборчивости» сообщения, посылаемого отправителем такого сигнала для особи-приемника. Как писал Мойнайн, «…ясность, точность и интенсивность трансляции должны быть полезным качеством или характеристикой любого сигнала. Все это должно обеспечивать условие, что сигнал не может остаться незамеченным или нераспознанным. Это условие может быть наиболее легко выполнено путем формирования демонстраций выразительными (экстравагантными), стереотипными и четко отличимыми от всех других форм поведения. Иными словами это может быть достигнуто путем ритуализации сигнала, делающей его демонстрацией» (Moynihan, 1970: 86).

Примерно в тех же выражениях суть явления охарактеризована в другой работе. «Движение можно считать ритуализованным только в том случае если … оно претерпело преобразования *под давлением отбора*, *улучшившего его коммуникативную эффективность*» (Hazlett, 1972; курсив авторов настоящей статьи.). По словам Хазлетта, процесс ритуализации ведет к усилению эффективности коммуникации за счет селекции «менее двусмысленных» сигналов в ущерб «более двусмысленным» (там же, с. 97).

Основным материалом для отбора на ритуализацию служат, по мнению Тинбергена акты так называемой смещенной активности («displacement activity»). Это действия, которые для наблюдателя выглядят как «не соответствующие контексту» данного взаимодействия. Таковыми являются, в частности, наблюдаемые во время конфликта между особями судорожные, лихорадочные прикосновения клювом к оперению, напоминающие кратковременные его чистки. Они как бы выпадают из логики поведения птицы, и потому определяются как «неуместные» (irrelevant preening). По определению Тинбергена, «Смещенная активность есть моторика, находящаяся в ведении не того инстинкта, который активирован в данное время [в данном случае, не агрессивного, но

комфортного поведения]. Она, судя по всему, проявляется в ситуациях, когда активированная мотивация [drive, в нашем случае агрессивная] не может быть реализована через соответствующий ей консумматорный акт [нападение на оппонента]» (Tinbergen, 1952: 25-26; в квадратных скобках здесь и далее – примечания авторов статьи).

Здесь использована терминология этологической теории инстинкта (Lorenz, 1937). Согласное ей, любая последовательность поведения подразделяется на вариабельную часть (аппетентное поведение) и высоко стереотипный заключительный (консумматорный) акт. Изменчивое аппетентное поведение определяется как сумма целенаправленных рабочих реакций. Целью его, однако, в этой системе взглядов оказывается не что иное как выполнение чисто инстинктивного консумматорного акта. Коль скоро аппетентное поведение не входит, таким образом, в сферу инстинкта как такового, само инстинктивное поведение в рамках данной теории не есть поведение целенаправленное.

Процесс ритуализации актов смещенной активности состоит в преобразовании моторики последних. В результате поведенческая инновация – именно, ритуализованный акт, становится отличным по форме от исходного, именуемого образцом (example). Эволюционные преобразования сводятся к следующему. Это, во-первых, «преувеличение и упрощение (exaggeration and simplification). Речь идет о том, что одни элементы моторики интенсифицируются (например, путем увеличения их амплитуды), тогда как другие движения замедляются либо могут выпадать полностью. Это приводит к осуществлению второго принципа преобразований – потери координации (loss of coordination) между движениями разных частей тела (например, шеи с головой и крыльев). Каждая движется в своем собственном режиме, не согласованном с движениями других частей. Все это может быть определено как «схематизация» действий, делающая их «странными, бросающимися в глаза» (curious, conspicuous). Тинберген не сомневается в том, что параллельно с этими изменениями характера телодвижений идет процесс приобретения морфологических «сигнальных» структур, приуроченных к тем частям тела, движения которых становятся «преувеличенными».

Все это, согласно гипотезе, приводит к тому, что акт смещенной активности «превращается» в простой, но весьма заметный сигнал, обладающий теперь свойством «знакового стимула» (sign stimuli). Второй отделяется от первого хиатусом (эмансипация), оказываясь некой новой формой поведения, производной (derived) от прежнего материала, нейтрального в плане коммуникативной функции.

«Все эти изменения, – пишет Тинберген (с. 24),– преследуют, как кажется, одну и ту же цель: адаптацию к возможностям восприятия (сигнала) со стороны особи, которой он адресован». Хочу обратить внимание читателей, что в этой цитате более чем в других местах текста, замаскировано выражено представление о том, что ход эволюционного процесса направлен к некой конечной цели. Это явным образом свидетельствует о телеологическом характере всей гипотезы, которая потому и выглядит на первый взгляд вполне правдоподобной с точки зрения обыденного здравого смысла.

Вопрос о содержании сообщения, транслируемого посредством ритуализованного сигнала. Пока что речь шла о «заметности» сигнала, которая обеспечивает его «разборчивость» для особи-реципиента. Однако в статье, о которой идет речь, не обсуждается в деталях вопрос о том, какую конкретную информацию могут нести в себе ритуализованные акты поведения. Создается впечатление, что, по мнению автора, текст статьи и так будет понятен для подготовленного читателя. Он должен знать, что ритуализованные демонстрации обычны в ситуациях противостояния особей (угрожающие) и в контексте полового поведения (брачные).

Лишь один пример, дающий представление о более определенном, конкретном значении демонстраций, касается так называемых умиротворяющих (appeasing) сигналов.

При встрече половых партнеров (реальных или потенциальных) у озерной чайки оба отворачивают друг от друга головы «быстрым, резким движением». Оно, по мнению автора, направлено на то, чтобы скрыть друг от друга темно-коричневую окраску головы и оружие (клюв), которые эти чайки демонстрируют друг другу в угрожающей позе, принимаемой ими при враждебных столкновениях (с. 28).

Здесь автор в какой-то степени изменяет сказанному в другом месте статьи, где он выступает против антропоморфических («психологических») толкований мотивов поведения птиц. На с. 11 он пишет: «Когда агрессивно настроенные рыбка колюшка или чайка проделывают зачаточные движения гнездостроения [смещенная активность], кое-кто может предположить, что животные пытаются показать противнику, будто бы они собираются строить здесь гнездо» (с. 28) и, таким образом, будут защищать это место до последнего. «Я рассматриваю такую интерпретацию – продолжает автор,– как антропоморфическую и несостоятельную».

Но, спрашивается, если такой взгляд верен в отношение актов смещенной активности, почему он уже не работает, когда речь идет о ритуализованных демонстрациях? Оказывается, теперь можно приписывать птицам те или иные «рациональные» мотивы. Такие, например, как стремление «умиротворить» социального партнера. Однако такая трактовка полностью расходится с принимаемыми Тинбергеном этологическими представлениями об отсутствии целенаправленности инстинктивного консумматорного акта (см. выше).

Эта двойственность позиции классика этологии привела к тому. что антропоморфические интерпретации постоянно встречаются в современных публикациях, в том числе и тех, где речь идет о сигнальном поведении журавлей (примеры поразительной наивности таких трактовок я приведу ниже).

Сигналы, подходящие под определение «высоко ритуализованных» в поведении журавлей. Описанные выше акции *д* стерха, а также *б* и *д* даурского журавля полностью соответствуют всем признакам ритуализованной демонстрации, указанным в работе Тинбергена. Сюда же можно отнести и немногим менее акцентированную «позу арки» японского журавля.

Если следовать принципам гипотезы ритуализации, обозначенные акции двух первых видов приходится назвать производными от смещенных чисток оперения. Однако, как мы попытались показать, они в известном смысле занимают промежуточное положение между спонтанным «парадированием» и функциональной комфортной активностью. В первом случае они предельно коротки, будучи либо полностью лишены признаков реальной комфортной активности в плане ухода за оперением (у стерха клюв просто лежит на оперении спины), либо чистка оперения выглядит крайне редуцированной (пощипывание перьев груди у даурского журавля). Во втором случае эти акции более продолжительны и переходят зачастую в функциональную чистку оперения. В этом отношении особенно показателен тот вариант позы *д* у стерха, которому предшествует поза *г* (рис 2, 3). Это сочетание акций *г-д* часто воспроизводится посреди длительной функциональной чистки. При этом названные телодвижения даже сопровождаются характерной вокализацией (гудением) – как это происходит при спонтанных актах, которые можно было бы интерпретировать в качестве социальных сигналов.

Иными словами, ни в данном случае, ни в поведении даурского журавля не обнаружено свидетельств эмансипации обсуждаемых акций от некоего их гипотетического «образца». Об аналогичном результате исследований см. в работе Дитмана и Гротиуса (Dьttmann, Groothius, 1996) по «ритуализованному» поведению пеганки *T. tadorna*.

При отсутствии подобного хиатуса между комфортной активностью как таковой и акциями, которые принято считать (Sauey, 1985; Ellis et al., 1998) производными от нее

ритуализованными сигналами, проще допустить, что и та и другие есть попросту разные варианты одной и той же формы поведения, чем следовать красивой, но чисто умозрительной гипотезе ритуализации. Мы имеем в виду, что полезнее будет детально исследовать явление в рамках ближайших (proximate) причин, чем следовать слепой вере в некие, в высшей степени гипотетические конечные (ultimate) причины.

Являются ли обсуждаемые акции журавлей персонально адресованными сигналами? Наши наблюдения, зафиксированные в большом количестве видеозаписей (коллекция Лаборатории этологии и биокоммуникации ИПЭЭ РАН) позволяют дать ответ скорее отрицательный. Начать с того, что наиболее броские акции (такие как *д* у стерха, *б* и *д* у даурского журавля) зачастую следуют в спонтанном режиме, в отсутствие потенциального реципиента. Когда же тот присутствует, взаимная ориентация «отправителя сигнала» и второй особи нередко такова, что отрицает саму возможность какого-либо диалога. Именно, журавль, принимающий ту или иную из интересующих нас поз, может располагаться спиной к социальному партнеру, часто при этом достаточно далеко от него. Когда два стерха, состоящие в брачной паре, поглощены продолжительной чисткой оперения неподалеку друг от друга, непредвзятому наблюдателю трудно допустить, что временами наблюдаемая при этом поза *д* адресована второй птице, никак не изменяющей при этом своего поведения. Ситуации такого рода численно преобладают над теми, при которых члены пары выполняют одну и ту же акцию почти синхронно или с некоторым запозданием относительно партнера, хотя и здесь эти действия не ведут к каким-либо зримым изменениям в поведении птиц. Даурские журавли, которых разделяет дистанция порядка метра или немногим более, могут почти одновременно принимать разные позы: один демонстрирует позу *б*, другой – обозначенную нами литерой *д*. Совершенно очевидно, что смысловая значимость подобного «диалога» равна нулю.

Интересно в этой связи рассмотреть характер «обмена сигналами» у стерха в момент брачных игр, когда есть основания подозревать, что эти сигналы могут быть персонально адресованными. У пары А при брачных играх, в эпизоде длительностью около 10 мин., зафиксированном на видеопленку, самец и самка одновременно принимали позу *д* дважды (рис. 9). Ей в обоих случаях предшествовали совместные полеты партнеров, после которых они располагались при посадке на расстоянии в несколько метров друг от друга по одной линии, так что ни один из них не мог видеть опущенное крыло партнера, черно-белый рисунок которого должен, казалось бы, играть роль сигнальной структуры. В трех других случаях самец в позе *д* располагался по отношению к самке так, что опущенное крыло (дважды левое, один раз правое) оказывалось с противоположной стороны от нее. То же можно сказать об одной демонстрации, проделанной самкой рядом с самцом. У пары Б в обоих подобных случаях самка не могла видеть опущенное крыло самца. О том, что демонстрация опущенного крыла не адресована потенциальному противнику (человеку-наблюдателю), было сказано при описании агонистического поведения стерха.

Обнаруженный нами факт определенной цикличности в воспроизведении членами пары унисональных дуэтов позволяет предположить, что интересующие нас акции также подчиняются спонтанным эндогенным циклическим изменениям мотивационного состояния, т.е. автономны от потребностей обмена какой-либо содержательной информацией.

Каково информационное содержание сообщения, транслируемого «ритуализованными» сигналами журавлей? Сегодня климат в изучении поведения животных таков, что многие исследователи ставят своей целью обнаружить что-нибудь этакое сенсационное, сходное с целенаправленным поведением человека. В частности, в сфере коммуникации птиц усилия направлены на выявление ее осмысленного характера. За-

дача поиска «значения», «смысла» – «семантического содержания сигнала» была сформулирована несколько десятилетий назад в короткой заметке журнала «Animal Behaviour» (Smith, 1981).

Следуя предсказаниям гипотезы ритуализации, наибольшей осмысленности следовало бы ожидать в отношении «высоко ритуализованных» демонстраций, над которыми естественный отбор должен был, как сказано, работать именно ради этой цели. Однако мы видим, что у журавлей как раз эти формы поведения оказываются наименее ситуационно специфичными. Мы приходим к выводу, что они лишены какого-либо информационного содержания, то есть предельно вырождены, семантически пусты.

Иными словами, если в гипотезе ритуализации есть хоть доля истины, естественный отбор привел обсуждаемые сигналы в состояние «заметности» и «броскости», но при этом не смог сделать их сколько-нибудь осмысленными и пригодными для трансляции хоть сколько-нибудь содержательных сообщений. Понятно, что само допущение о возможности того эволюционного сценария, который преподносится в гипотезе ритуализации, есть в данном случае со стороны авторов не более чем риторический прием.

В поведении журавлей много более информативными в процессе коммуникации оказываются как раз те акции, которые ни в какой мере не отличающиеся броскостью. Среди прочих к их числу относится так называемое «дуэтное хождение» (unison-walking). Брачные партнеры проявляют готовность к дуэту, прохаживаясь на протяжении одной-двух минут параллельными курсами либо гуськом, друг за другом. Дуэт начинается внезапно, но практически одномоментно обеими птицами. Запоздание одной из них относительно другой исчисляется долями секунды. Уловить момент «выстрела стартового пистолета» в подавляющем большинстве случаев практически невозможно. Сигналами к его началу оказывается само по себе замедленное хождение обеих птиц, изредка – описанное выше отряхивание одной из них. Иными словами, здесь имеет место процесс коммуникации за счет ориентации птиц на поведение друг друга, осуществляемое на уровне повседневных действий (таких как локомоция).

Невыполнимость задачи подразделения сигнальных акций на четко очерченные категории. Если говорить о широко принятой процедуре подразделения коммуникативных сигналов на агонистические, с одной стороны, и связанные с половым поведением («pair-related behavior» в обширной работе: Ellis et al., 1998) с другой, то даже столь грубое разграничение по принципу функциональной значимости оказывается невыполнимым для большинства акций (исключение, как было сказано выше, составляют, с определенными оговорками, только предсовокупительные сигналы). Что же касается поведения, непосредственно следующего за копуляцией, то здесь картина прямо противоположна. Как указывает Масатоми, «последовательность действий в посткопуляторном поведении почти идентична комбинациям демонстраций в агонистических ситуациях» (Masatomi, 1983: 69).

За недостатком места, рассмотрим в качестве единственной иллюстрации вопрос о том, к какой из двух названных категорий следует отнести унисональный дуэт. В упомянутой работе Эллиса с соавторами этот тип поведения отнесен без комментариев к категории «брачного» поведения. Суэй (Sauey, 1985), напротив. настаивает на том, что у стерха дуэтное поведение выполняет скорее функцию территориальной угрозы. Он пишет, что поскольку у данного вида дуэт неизменно инициируется самцом (что само по себе неверно), «…давление отбора могло благоприятствовать тем компонентам дуэта, которые несут в себе больше признаков угрозы, и одновременно уменьшать эффективность демонстрации в контексте полового поведения». В действительности, как мы могли видеть из приведенного в данной статье описания сигнального поведения стерха, дуэты здесь в равной мере принадлежат и территориальному, и брачному поведе-

нию. Подобно песне воробьинообразных птиц, дуэт может восприниматься как угроза территориальным конкурентом и служить инструментом укрепления брачных связей в канве поведения каждого из половых партнеров.

Уникально ли коммуникативное поведение журавлей в плане богатства своего репертуара? По словам Эллиса с соавторами (Ellis et al., 1998: 148) «журавли располагают чрезвычайно (tremendously) сложным комплексом стереотипных социальных сигналов. Можно было бы поместить журавлей на вершину поведенческой сложности, по крайней мере, с точки зрения разнообразия стереотипных акций. Мы ожидаем, что закончив анализ их поведения, мы смело сможем показать их первое место (premier position) среди всех птиц и, возможно, среди животных вообще по количеству социальных демонстраций».

Столь неожиданное заявление неудивительно, если учесть методы описания поведения, которыми пользуются эти авторы. Они дробят живую континуальную ткань поведения, организованного в преемственные последовательности (которые одни только и несут, по сути дела, коммуникативную функцию), на некие отдельности, имеющие, по их мнению, самодовлеющую сущность. Так, например, в цепочке действий японского журавля, изображенной на рис. 16 и длящейся менее 7 с в реальном времени, они выделяют как минимум 3 «разные» демонстрации (ventral preen, ruffle-bow-up и arch). Не удивительно поэтому утверждение что каждый вид журавлей обладает более чем 60 стереотипными социальными сигналами (именуемых здесь этонами, ethons). Не считая даже тех, что связаны с гнездостроительным поведением и прочими формами активности. Одно только агонистическое поведение включает в себя, как сказано, 32 демонстрации (не больше и не меньше!), не считая вокальных сигналов (Ellis et al., 1998: 132).

Без каких-либо колебаний названные авторы приписывают конкретное значение каждой выделенной ими акции. Например, положение лежа в агонистической ситуации

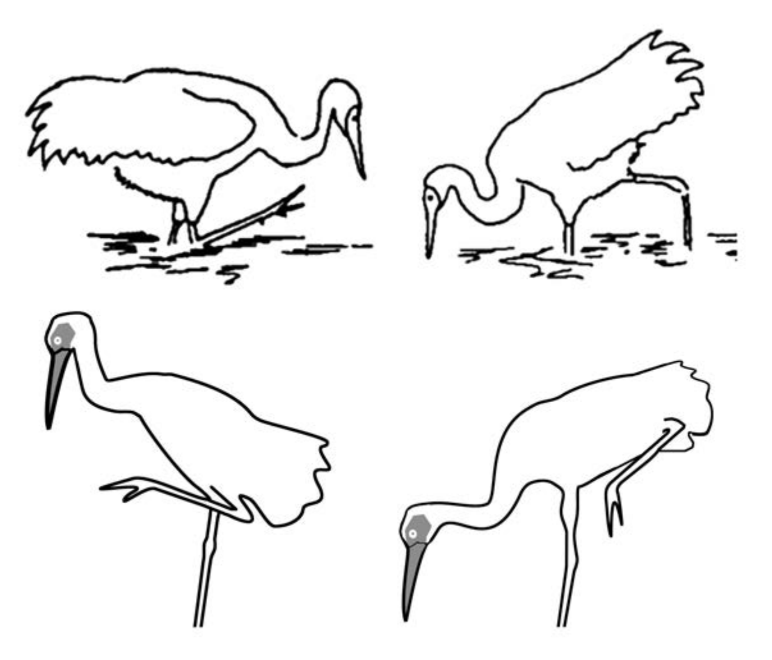


Рис. 17. Локомоция стерха с высоким подниманием ног. Вверху – при территориальном конфликте (по: Sauey, 1976), внизу – на стадии гнездостроения (по кадрам видеосъемок авторов).

Таблица 7. Пример сравнительного описания поведения в рамках атомистической методологии (Из: Ellis et al., 1998).

Сиг-налы	Номера сигналов*	Виды		
		Стерх	Даурский журавль	Японский журавль
Вокальные	1	+	+	+
	2	+	+	+
	3	+	+	+
	4	+	+	+
	5	+	+	+
	6	+	+	+
	7	+	+	+
	8	+	+	+
	9	+	+	+
	10	+	+	+
	11	+	++*	++
	12	+	+	+
	13	+	+	+
	14	+	+	+
	15	+	+	+
	16	+	+	+
Оптические	1	-	-	+
	2	++	-	-
	3	+	+	+
	4	+	+	++
	5	+	-	+
	6	-	в слабой форме	-
	7	+	+	++
	8	+	++	+
	9	+	+	++
	10	Ось тела обычно ближе к вертикали	Ось тела обычно ближе к горизонтали	++
	11	в слабой форме	+	-
	12	+++ крылья опущены	+ крылья слегка опущены	++ крылья опущены
	13	+	+	+
	14	+	+	+
	15	+++	+	+
	16	++	+	+
	17	++	?	+
	18	++	+++	+
	19	+	+	+
	20	возможно, есть	возможно, есть	+
	21	-	++	-
	22	-	-	+++
	23	++	+	+
	24	+++	+	+++
	25	+	+	возможно, есть
	26	возможно, есть	+	+
	27	+	+	+
	28	возможно, есть	+	+
	43	«да» - 21	«да» - 22	«да» - 23
Всего		«нет»- 4	«нет»- 4	«нет»- 4
		под вопросом - 3	под вопросом - 2	под вопросом - 1

* Согласно порядку их описание в работе: Ellis et al., 1998. ** Количество плюсов указывает на интенсивность акции, минус – на ее отсутствие в репертуаре данного вида.

трактуется следующим образом: «Это форма ритуализованного насиживания и, по-видимому, сигнал нарушителю границ, демонстрирующий, что особь уже внесла существенный вклад (great investment) в освоение данной территории, загнездившись здесь» (там же: 140). Вспомним замечание Тинбергена о неприемлемости подобных антропоморфических объяснений.

К сожалению, такого же рода трактовками пестрит работа Суэйя (Sauey, 1985). Так, закончив описание так называемого «демонстративного хождения», наблюдаемого в ходе территориальных конфликтов, при котором стерх высоко поднимает ноги, этот автор пишет: «Демонстративное хождение определенно произошло из повседневного, но поднятие цевки и пальцев до горизонтали может быть «презентацией оружия» оппоненту, поскольку лапы и когти активно используются журавлями во время драк между ними». Между тем, по нашим наблюдениям, этот способ хождения имеет место у стерха далеко не только при территориальных конфликтах. Он является нормой в период гнездостроения, когда оба партнера ходят так в месте расположения гнезда (рис. 17). Здесь биологический смысл такого поведения представляется довольно ясным: предосторожность против возможности наступить на яйцо. И вновь мы видим, что некая «демонстрация» не обладает сколько-нибудь строгой ситуационной специфичностью.

Сравнительный аспект. Если у нас были бы хоть какие-то основания считать гипотезу ритуализации правдоподобной, мы бы попытались показать результаты этого процесса на примере сравнения акций, имеющих, на первый взгляд много общего у двух видов. Это поза *д* у стерха и та, что следует за «позой арки» у японского журавля (рис. 18). На основе сказанного в разделе о поведении японского журавля был сделан вывод, что в терминах классической этологии соответствующая демонстрация второго вида «менее ритуализована», чем похожая на нее поза *д* стерха.

Таким образом, можно было бы предположить, что поза японского журавля дает пример некоего первичного состояния, а поза стерха иллюстрирует следующий шаг процесса ритуализации. Подчеркнем, что с точки зрения эффективности коммуникации такой ход событий не дал бы ничего нового: у стерха поза *д* столь же семантически пуста, как и у японского журавля. Но главное состоит в том, что согласно данным по филогении журавлей, стерх – это архаичный вид, тогда как японский журавль явно относится к эволюционно продвинутой группе видов (рис. 1). Поэтому сопоставления, подобные рассмотренному здесь (и широко практикуемые в учебниках этологии), не выдерживают ни малейшей критики.

Отвлекаясь от темы, связанной с гипотезой ритуализации, попробуем сопоставит на примере журавлей сравнительный подход в рамках атомистической (элементаристской) парадигмы описания поведения, с одной стороны, и анализа его в качестве целостной структуры, с другой Первая методология хорошо иллюстрируется цитированной работой Эллиса с соавторами, где в основу рассмотрения положен принцип подсчета числа демонстраций, рассматриваемых в качестве неких дискретных сущностей. На стр. 148 этой работы читаем: «Описательная этология основывается на предпосылке, что дискретный поведенческий акт может быть идентифицирован. Еще более очевидна способность животных к социальным взаимодействиям на основе восприятия конспецифическими особями дискретных социальных сигналов. Если эти сигналы поддаются расшифровке членами вида, тогда этолог, прибегнув к тщательному изучению (коммуникации вида), также способен расчленить (teare apart) канву поведения, выявив тем самым социальный алфавит вида». Об иных методологических пороках такого подхода уже было коротко упомянуто выше.

Подробный их разбор дан в работе Панова (1978, 2009), где предложен принципиально иной, холистический подход к описанию и анализу поведения птиц. На нем бази-

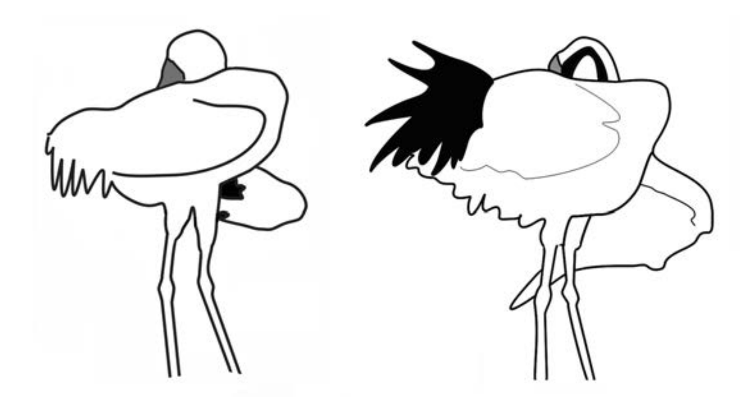


Рис. 18. Поза *б* стерха (слева) и «поза арки» японского журавля (справа).

руется и настоящая статья, показывающая, в частности, что нет принципиальной разницы между коммуникативным поведением воробьинообразных птиц (на материале которых была выполнена цитируемая работа 1978 года) и журавлей с их якобы столь «сложной» сигнализацией.

Читатель может сравнить результаты двух названных подходов при рассмотрении сравнительно-этологических аспектов поведения журавлей. В настоящей статье показаны поистине кардинальные различия в коммуникации трех изученных видов (при сохранении общих принципов организации их поведения в коммуникативном процессе). Что же касается атомистического подхода, предлагаемого Эллисом с соавторами, то их достижения иллюстрируются табл. 7.

Заключение

Формулирование эволюционного сценария, положенного в основу гипотезы ритуализации, есть следствие неадекватных представлений ранних этологов о том, какой должна быть «эффективная» коммуникация. Полагали, что она может осуществляться лишь в случае «разборчивости» сигнала, транслируемого особью-отправителем особи-приемнику.

Таким образом, в основе представлений тех лет о коммуникации животных лежит понимание ее как диалога, основанного на обмене семантически индивидуализированными, дискретными сигналами типа броских, «экстравагантных» демонстраций.

Эти воззрения основательно устарели к настоящему времени. Наиболее слабое их место состоит в низведении большей части акций взаимодействующих особей до некоего фона, нейтрального в плане коммуникативной функции. В такой трактовке коммуникативный процесс целиком определяется локальными «точками перегиба», когда в дело включаются некие экстравагантные сигнальные акции.

Построения Тинбергена и его коллег органически соответствовали общему научному климату того времени, когда юная этология делала свои первые шаги. Именно в те годы происходило становление так называемой синтетической теории эволюции на основе соединения дарвинизма с популяционной генетикой. В тот период зоологи (и полевые этологи в их числе) быстро усвоили терминологию ранней генетики. Не вникая глубоко в непростое содержание этого новшества, они восприняли парадигму популяционной генетики как неоспоримое, объективное подтверждение дотоле чисто умозрительной дарвиновской идеи прогрессивной эволюции путем естественного

отбора. Тогда казалось, что организация живых систем есть не более чем набор признаков, свободно тасуемых отбором. Мало кто сомневался в том, что результатом непременно должно быть прогрессивное совершенствование биологических систем за счет достижения максимальной целесообразности и эффективности их функционирования.

Представления тех лет о механизмах действия естественного отбора лежали еще в русле так называемой «генетики мешка с бобами». Полагали, что из всего необозримого числа свойств вида отбор в состоянии «распознать», вычленить, подхватить и закрепить то из них, даже самое незначительное, усиление которого будет способствовать оптимизации связанной с ним функции. Иными словами, господствовало убеждение, что всякий эволюционный процесс, вызванный отбором, всегда идет до конца, до полной замены менее приспособленной формы более приспособленной.

В наши дни картина выглядит принципиально иной. Из общей теории систем мы знаем, что система не может быть оптимизирована одновременно более чем по одному параметру. Поэтому оптимизация реальных биологических систем возможна лишь путем нахождения компромисса между противоречивыми требованиями оптимизации различных параметров. При том, что организацию живых существ пронизывают разнообразные корреляции и взаимозависимости, компромисс между различными адаптивными функциями должен быть особенно напряженным. Поэтому следует ожидать, что основа видоспецифической системы межперсональных отношений (социальное поведение и коммуникация) должна характеризоваться высочайшей степенью консерватизма. Причина этого в том, что сама эта система складывалась на почве тысячелетий выработки компромисса между противоречащими друг другу потребностями максимальной оптимизации всех без исключения функций (Расницын, 1987).

Сюда входят не только функции, непосредственно связанные с коммуникацией, но и те, что определяют структуру всех прочих категорий поведения (стоит напомнить, что само их разграничение есть процедура в целом условная). А ведь поведение организма есть не что иное, как внешняя проекция его морфологического устройства (способа организации психических процессов, физиологии органов чувств, конструкции тела и конечностей, и т.д.). Поэтому непонятно, каковы могут быть механизмы процесса, при котором естественный отбор способен вычленить и лелеять какой-либо один элемент так называемого «сигнального поведения»? Несколько перефразируя слова Мейена (1975: 89), можно сказать, что отбору не под силу заниматься мелочной опекой каждого отдельного сигнала.

На первый взгляд, гипотеза ритуализации кажется вполне правдоподобной, ибо опирается она на обыденную логику здравого смысла. А та, в свою очередь, оправдана лишь постольку, поскольку построена по аналогии с тем, что вполне применимо к эволюции коммуникативных систем человека. Поэтому анализируемая гипотеза, хотя широко используется поныне в специальной литературе как объяснительный принцип, с нашей точки зрения, имеет сегодня лишь чисто исторический интерес.

Литература

Дэвис Дж.С. 1990. Статистический анализ данных в геологии 1. М.: Недра, 319 с.

Курочкин Е.Н. 1987. Отряд Журавлеобразные. С. 280-502 в:Птицы СССР: Курообразные, журавлеобразные. Л.: Наука.

Мейен С.В. 1975. Проблема направленности эволюции. С. 66-117 в: Итоги науки и техники. Зоология позвоночных 7.

Опаев А.С., Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2009. Сравнительный анализ акустической сигнализации некоторых видов журавлей (Gruiformes, Gruidae). Зоол. журн. 88(10): 1230-1247.

Панов Е.Н. 1978 (переиздание 2009). Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с.

Панов Е.Н. 1983. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных. С. 5-70 в: Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Зоология позвоночных 12. Проблемы этологии наземных позвоночных.

Панов Е.Н., Целлариус А.Ю., Непомнящих В.А. 2004. Моторные координации в поведении ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*: Reptilia, Agamidae): сигнальные функции и эндогенные ритмы. Зоол. журн. 83(8): 971-982.

Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса). С. 46-64. в: Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука.

Archibald G.W. 1976. Crane taxonomy as revealed by the unison call. Pp. 225-251 in: Proceedings International Crane Workshop 1975. (ed. J.C. Lewis). Oklahoma State University Publishing and Printing, Stillwater.

Brodkorb P. 1967. Catalogue of fossil birds. Bull. Florida State Mus. 11: 145-153.

Ellis D.H., Scott R.S., Archibald G.W., Kepler C.B. 1998. A sociogram for the cranes of the world. Behavioural Processes 43: 125-151.

Dьttmann H., Groothius T. 1996. Evolutionary origin, proximate causal organization and signal value of the whistle-shake-display of male shelduks (*Tadorna tadorna*). Behaviour 133 (7-8): 597-618.

Krajewski C. 1990. Relative rates of single-copy DNA evolution in cranes. Mol. Biol. Evol. 7: 65-73.

Krajewski C., Fetzner J.W. Jr. 1994. Phylogeny of cranes (Gruiformes: Gruidae) based on cytochrome-b DNA sequences. Auk 111: 351-365.

Lorenz K. 1937. Ьber die Bildungdes instinktbegriffes. Naturwiss. 19: 289-300; 20:. 307-318. 21. S. 324-331.

Masatomi H. 1983. Some observations on mating behaviour of several cranes in captivity. J. Ethol. 1. P. 62-69.

Masatomi H., Kitagawa H. 1975. Bionomics and sociology of Tancho or the Japanese Crane, *Grus japonensis,* II. Ethogram. J. Faculty of Science, Hokkaido University. Series VI. Zoology 19(4): 834-878.

Meine C.D., Archibald G.W. (eds). 1996. The cranes: Status, survey and conservation action plan. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, U.K. P. 294 p.

Sauey R.T., 1985. The range, status, and winter ecology of the Siberian cranes (*Grus leucogeranus*). PhD thesis, Cornell University. 431 p.

Shapiro S.S., Wilks M.B., Chen H.J. 1968. A comparative study of various tests for normality. Journal of American Statistical Society 63: 1343-1372.

Smith W.J., 1969. Messages in vertebrate communication. Science 165(3889): 145-150.

Tinbergen N., 1952. Derived activities: their causation biological significance origin and emancipation during evolution. Quart. Rev. Biol. 27: 1-32.

30. Моторные координации в поведении ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*: Reptilia, Agamidae): сигнальные функции и эндогенные ритмы[1]

Одно из центральных положений этологической теории инстинкта – это представления о «фиксированных схемах действий» (fixed action patterns), именуемых также «врожденными моторными координациями». По определению, моторная координация есть выражение наследственно обусловленной программы, которая определяет строгую согласованность и последовательность в работе функциональных элементов мышечного ансамбля. Согласно теории, помимо ярко выраженной видоспецифичности и высокой стереотипности этих поведенческих конструкций, для них характерны другие важнейшие особенности. Речь идет, во-первых, об их спонтанности и автоматизме: интересующие нас акции зачастую наблюдается в обстановке, когда нет никакой видимой причины для их выполнения. Действие осуществляется просто потому, что внутренние часы индивида настоятельно требуют «выплескивания» данной формы поведения. Это так называемая вакуумная активность, или «реакции вхолостую», которые наблюдаются вне влияния соответствующей случаю внешней стимуляции. Кроме того, обращает на себя внимание отсутствие целенаправленности подобных форм поведения, которые, таким образом, воспринимаются нами как действия иррациональные. Примером могут служить те же самые реакции вхолостую.

Эти взгляды, составляющие квинтэссенцию раннего варианта концепций классической этологии, получили немало эмпирических подтверждений и в дальнейшем были методологически осмыслены с более современных позиций (Хайнд, 1963;). В последние десятилетия идея спонтанности в осуществлении стереотипных актов оказалась в центре внимания многих исследователей, занятых анализом проблемы организации поведения во времени (Непомнящих и др., 1995; обзор см. Kortmulder, Feuth-de Bruijn, 1993).

Особое место проблема спонтанности поведения занимает в сфере изучения механизмов коммуникации животных. Здесь традиционной схеме диалогового взаимодействия коммуникантов по принципу «конкретное сообщение – адекватный ответ» (в рамках концепции стимул – реакция) нередко противопоставляют совершенно иные трактовки происходящего. Предполагается, что поведение каждого из коммуникантов может быть в гораздо большей степени детерминировано их собственными предыдущими действиями, нежели «сигналами», поступающими от партнера по взаимодействию. Иными словами, линии поведения двух особей-коммуникантов трактуются с этих позиций как параллельные во времени последовательности событий, организованные по принципу так называемых марковских цепей (подробнее см. Панов, 1978: 17).

Одним из способов верификации (либо фальсификации) идей о спонтанности коммуникативного поведения может служить анализ распределения во времени неких актов, которым мы априорно приписываем сигнальную функцию. Удобной эмпирической моделью для этих исследований оказываются такие виды, у которых непосредственные взаимодействия относительно редки, тогда как частота выполнения интересующих нас акций весьма высока (хорошим примером подобного положения вещей может служить, в частности, пение птиц).

Следует особо подчеркнуть, что столь резкое расхождение в частоте двух названных классов событий должно насторожить нас и даже заставить усомниться в том, что

[1] Е.Н. Панов, А.Ю. Целлариус, В.А. Непомнящих. Зоол. журн. 83(8): 971-982.

главная функция наблюдаемых стереотипных «демонстраций» относится именно к коммуникативной сфере. Совершенно не исключено, что их назначение состоит прежде всего в поддержании стабильности эмоционального состояния особи. Или, в другой системе понятий, они повышают расход «лишней» энергии, за счет чего осуществляется саморегуляция энергетического бюджета индивида (Дольник, 1986: 104). При этом сигнальный эффект может оказаться лишь побочным продуктом названных гомеостатических функций.

Имея в виду сказанное, мы сознательно избегаем называть «демонстрациями» (что есть синоним понятия «коммуникативный сигнал») те стереотипы в поведении модельного вида, которым посвящена настоящая работа. Речь идет о весьма дифференцированных и экстравагантных стереотипах движений хвоста у ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus mystaceus* Pall. 1776, которые мы в дальнейшем будем именовать функционально нейтральными терминами «стереотип» либо «моторные координации».

Ушастая круглоголовка была избрана в качестве объекта настоящего исследования в силу того, что этот вид достаточно хорошо удовлетворяет ряду необходимых требований. Прежде всего поведенческий репертуар этой ящерицы максимально ограничен в своем разнообразии, причем фактически лишь один его компонент (именно, движения хвоста) наблюдается с очень высоким постоянством. В силу специфики пространственной структуры популяции центры активности особей разобщены, а характер ландшафта в районе исследований сильно ограничивает поле их зрения и минимизирует возможность дальних визуальных контактов между индивидами. В результате большую часть времени наблюдений возмущения во внешней среде были достаточно редкими, так что обстановка в месте пребывания фокального животного оставалась неизменной с точки зрения наблюдателя. Отсюда вытекает допущение, что регулярное чередование движений хвоста ящерицы и периодов ее инактивности, фиксируемое в подобных ситуациях, может указывать на спонтанный характер этих акций. То есть можно полагать, что в данном случае они детерминируются эндогенными процессами, а не внешней стимуляцией.

Те же самые движения используются ящерицами при агонистических контактах с особями того же пола, а также при взаимодействиях разнополых животных. Все это позволяет обсуждать сигнальную (коммуникативную) функцию данной формы поведения.

Первая часть работы посвящена детальному описанию и структурному анализу стереотипа движений хвоста. Гипотеза, согласно которой эти акции могут служить отражением эндогенной ритмики, обсуждена во второй части публикации.

Своеобразные движения хвоста ушастой круглоголовки были впервые описаны в статье Полыновой (1982). К сожалению, подход, примененный автором, привел к неоправданному расчленению этой целостной поведенческой конструкции на ряд фрагментов, которые далее рассматривались в цитированной работе в отрыве друг от друга. Результатом явилась сильно искаженная картина происходящего. В оправдание автора названной работы следует сказать, что интересующий нас стереотип невозможно анализировать «на глаз», в отсутствие видеотехники и дорогостоящей аппаратуры для обработки видеозаписей.

Объект исследований, материал и методы

Исследования проводили с 7 по 13 июля 2002 г. в Дагестане, в окрестностях г. Махач-Кала. Плотная изолированная популяция ушастой круглоголовки обитает здесь на изолированном участке незадернованных песков площадью около 2 км^2, известном под названием Кумторкалинский бархан. Высота песчаного массива свыше 60 м, его центральная и наиболее высокая часть вообще лишена растительности, а песчаные котловины и долинообразные понижения, расчленяющие нижнюю часть склонов, покрыты сильно разреженными зарослями гигантоколосника, полыни и кандыма.

Ушастая круглоголовка отмечена как раз в таких местах с растительным покровом и на участках открытых песков, непосредственно примыкающих к ним. В средней и верхней части склонов эти ящерицы практически не селятся. Таким образом, по особенностям микрорельефа и растительности местообитания кумторкалинской круглоголовки резко отличны от типичных стаций данного вида. Обзор здесь ограничен, так что визуальные контакты между членами поселения носят эпизодический характер.

Зоны активности самок имеют округлую форму, их диаметр около 20 м. Центрами активности во всех случаях служили норы, которые животные выкапывают самостоятельно. В каждый момент времени у самки имеется только одна нора, которая располагается примерно в центре района активности. Поскольку норы в сыпучем грунте быстро разрушаются, каждые два-три дня самка изготавливает новое убежище, на расстоянии до 6 метров от предыдущего. Границы района активности смещаются, оставаясь все время в пределах участка диаметром около 30 м. Именно эта местность представляет собой индивидуальный участок особи. Районы активности самок практически не перекрываются, тогда как индивидуальные участки могут перекрываться в некоторой степени. Размер района активности самки таков, что почти вся его территория оказывается под визуальным контролем животного. Агонистических взаимодействий между самками мы не наблюдали, хотя владельцы соседствующих участков часто оказывались неподалеку друг от друга (дистанция менее 2 м).

У молодых самцов пространственная организация и размеры участков такие же, как у самок. При этом мозаика участков молодых самцов не зависит от мозаики участков самок. Драки между молодыми самцами случаются, но в целом они скорее избегают контактов друг с другом. Попытки контактов молодых самцов с самками наблюдаются лишь изредка.

Районы активности взрослых самцов имели диаметр более 100 м. Они широко перекрывались, и каждый такой участок включал в себя несколько участков самок и молодых самцов. Норы взрослые самцы практически не использовали, жаркое время дня и ночь они проводили, закопавшись в песок, причем постоянных мест дневки либо ночевки не выявлено. Перемещения самцов выглядели как патрулирование участка. Ящерица оставалась на одном месте от нескольких минут до часа, затем перемещалась на расстояние от 10 до 100 м. Здесь самец пребывал некоторое время, затем снова перемещался. Подобные смены мест пребывания происходили на протяжении всего периода активности. Каких-либо постоянных центров активности или предпочитаемых маршрутов патрулирования выявить не удалось.

Большую часть времени взрослые самцы не видят друг друга. Визуальные контакты между ними имеют место лишь несколько раз за период активности. Практически все контакты между взрослыми самцами сопровождаются взаимной агрессией. Их реакции на молодых самцов не носят стандартного характера. Нам не удалось выявить факторы, вызывающие агрессию взрослого самца по отношению к молодому. Реакция взрослого самца на самку могла быть безразличной. Иногда самец оставался некоторое время в центре активности самки либо мог предпринять попытку спаривания.

Основным объектом наблюдений были взрослые самцы, у которых движения хвоста наиболее дифференцированы и воспроизводятся с гораздо большей частотой, чем у особей прочих половозрастных групп. Сегрегация половозрелых самцов в пространстве, обусловленная их ярко выраженной территориальностью, обеспечивала неизменность ситуаций во время протоколирования поведения. Дальние визуальные контакты между взрослыми самцами (а также между ними и представителями других половозрастных категорий) были значительную часть времени ограничены физическими преградами, которые в районе наблюдений определяются резкой расчлененностью рельефа и значительным развитием кустарниковой и травянистой растительности.

Для выполнения задачи, поставленной в настоящей публикации, потребовалось сплошная видеосъемка фокальных животных на отрезках времени, протяженность ко-

торых существенно превышала типичную длительность пауз, разделяющих две последовательные серии движений хвоста ящерицы.

Каждое событие в поле зрения фокального животного наблюдатель расценивал в качестве стимула, влияющего (либо способного повлиять) на последующее поведение особи. Поскольку при этом следует ожидать нарушения стационарности внутреннего состояния животного, каждое такое событие обозначает собой окончание сеанса непрерывного протоколирования. Событиями, о которых идет речь, были пробежки самца с целью поймать насекомое, нападения на пришлых самцов своего вида (когда те появлялись в поле зрения фокального животного) либо экскурсии в центр активности самки.

Фиксацию данных проводили с помощью видеокамеры Sony CCD TR570E с 12-кратным оптическим зумом и 48-кратным цифровым на протяжении всего периода активности ящериц, охватывающего утренние часы и первую половину дня (в разные дни начало и окончание активности варьировало в зависимости от показателей температуры воздуха и силы ветра). Общее время видеосъемки составляет 10.5 *ч*. Из них свыше 6 *ч* приходится на 9 протяженных фиксаций поведения шести разных взрослых самцов. Длительность этих записей варьирует от 6 *мин* до 1 *ч* 25 *мин*. Более короткие периоды наблюдений (между «перерывами», вызванными перечисленными выше возмущениями во внешней среде) использованы для анализа предполагаемой эндогенной ритмики. Всего с этой целью проанализированы 17 фрагментов видеозаписи длительностью от 8 до 33 *мин* (суммарно чуть более 5 *ч*). Они дают материал для анализа 130 эпизодов движений хвоста (плюс еще 23 в периоды влияния на фокальных животных внешней стимуляции).

Для анализа движений хвоста в ходе социальных взаимодействий запечатлены на видеопленку 3 эпизода агонистических контактов между самцами и 4 взаимодействия (2, 1 и 1, соответственно) трех разных самцов с самками (всего 1 *ч* 15 *мин*). Кроме того, получен видеоматериал по поведению трех неполовозрелых особей в ситуациях одиночества (суммарно 2 *ч* 9 *мин*). Зафиксированный на видеопленку контакт взрослого самца с одной из этих неполовозрелых ящериц мог быть нормальной либо гомосексуальной копуляцией.

Компьютерная обработка видеозаписей проведена в Лаборатории сравнительной этологии и биокоммуникации ИПЭЭ РАН с использованием компьютерной программы Pinnacle Studio.

Изученная моторная координация представляет собой сложно структурированный ансамбль движений (именуемый далее «серией»), построенный на ритмическом повторении однотипных их последовательностей («циклов») (см. ниже). При обработке данных мы анализировали корреляции между 1) интенсивностью виляний хвостом в данном цикле и его порядковым номером в серии, 2) числом циклов в серии и ее порядковым номером в протоколе, 3) продолжительностью серии и ее порядковым номером в протоколе, 4) продолжительностью промежутка между сериями и его порядковым номером в протоколе. При этом учитывали только непрерывные серии и протоколы, т.е. не прерывавшиеся посторонней активностью, например охотой. Кроме того из анализа были исключены серии, состоящие менее чем из 8 циклов, а также протоколы, включающие менее 8 серий. Поскольку интенсивность виляний (и циклов, соответственно) оценивалась глазомерно в баллах, распределение этой величины (как и ряда других) отличается от нормального. По тем же причинам для анализа использован непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (R).

Значения всех перечисленных выше величин значительно различались не только у разных особей, но даже в поведении у одной и той же особи. Число серий в протоколе варьировало от 4 до 12, число циклов в сериях от 2 до 20, а продолжительность серий, соответственно, от 9 до 194 *с*. Поэтому корреляции вычисляли отдельно для каждого

протокола (и для каждой серии), не объединяя данные, полученные для разных особей.

Для одной из ящериц (самец №1) удалось получить достаточно продолжительный протокол длительностью свыше 24 мин (7 июля 2002 г., 11 *ч* 12 *мин* 00 *с* до 11 *ч* 34 *мин* 24 *с*). Это дало возможность провести двухфакторный дисперсионный анализ зависимости интенсивности циклов от их номера в серии (первый фактор) и от номера серии в протоколе (второй фактор). Были использованы серии с первой по четвертую. Анализировали только первые 6 циклов в каждой из этих серий.

Для сравнения распределений числа и интенсивности циклов в сериях, наблюдающихся в разных ситуациях, использовали критерий точной вероятности Фишера. Все статистические сравнения выполнены с помощью пакета программ Statistica 6.0 (StatSoft, Inc.).

Результаты

Стереотип движений хвоста ушастой круглоголовки: временная организация и закономерности изменчивости

Одноразовый ансамбль движений хвоста построен у изученного вида на ритмическом повторении однотипных их последовательностей (каждая именуется далее «циклом»), которые складываются в непрерывную «серию». Продолжительность каждого цикла составляет около 7 с, а их количество внутри серии варьирует в большом диапазоне. В предельном случае наблюдается лишь один цикл (который подчас заканчивается как бы на полпути). Во время социальных взаимодействий серии состоят не более чем из 5 циклов (обычно же из меньшего их количества). Длинные серии (6 и более циклов, максимально до 20) наблюдаются только у взрослых самцов в ситуациях, когда ящерица подолгу остается на одном месте при видимой неизменности внешней обстановки (табл. 1). В самых длинных сериях циклы часто бывают разделены короткими вспышками локомоторной активности (повороты ящерицы на месте, проходы либо пробежки вперед).

Если говорить о взрослых самцах, то у них (в грубой схеме) один такой цикл включает в себя три движения закручивания хвоста, сопровождаемого в каждом случае его распрямлением. Как правило, наиболее дифференцированы движения в первом цикле серии (рис. 1). Здесь после первого (очень быстрого) закручивания можно видеть слабое латеральное покачивание туго свернутой дистальной частью хвоста. Затем ящерица выпрямляет хвост, отводит его назад и довольно долго (в масштабах длительности цикла в целом) держит его под углом около 45° относительно субстрата. После второго закручивания, которое проделывается в два этапа (закручивание – частичное ослабление силы скручивания – тугое закручивание), хвост короткое время остается почти в вертикальном положении. После третьего закручивания дистальная половина хвоста

Таблица 1. Число циклов в сериях, наблюдаемых в разных ситуациях.

Ситуации	Число циклов в сериях	
	Максимально до 5	Свыше 5
Обход территории (патрулирование)	26	0
Агонистические взаимодействия самцов	9	0
Взаимодействие самца с самкой	16	0
Пребывание самца в одной точке*	44	35

* Встречаемость серий, состоящих более чем из 5 циклов, достоверно отличается от соответствующих частот во всех прочих контекстах ($p<0.01$).

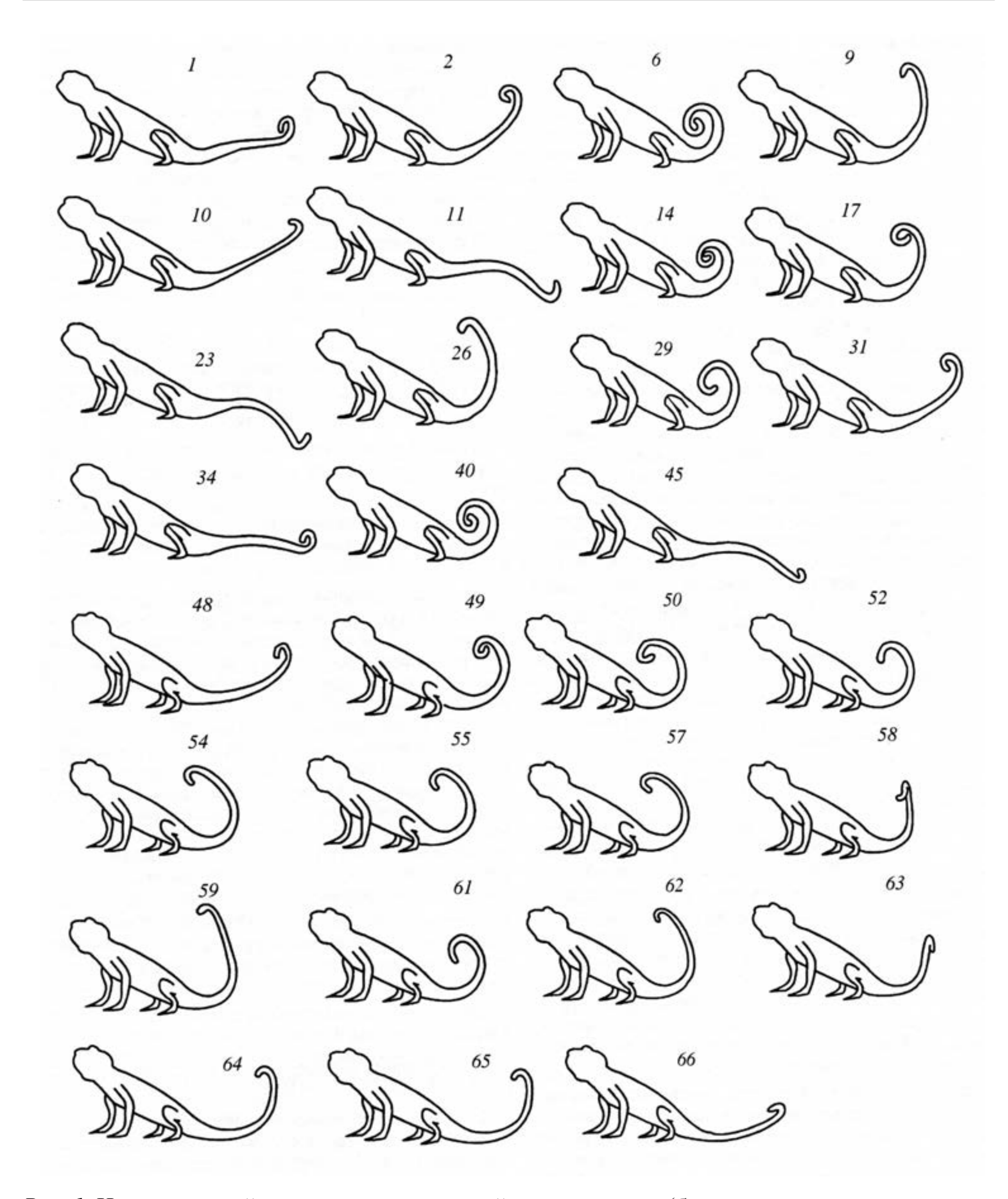


Рис. 1. Цикл движений хвоста у самца ушастой круглоголовки (без завершающих интенсивных виляний). Цифры обозначают номера кадров непрерывного сеанса видеосъемки. После первого закручивания (*1–6*) выпрямленный хвост удерживается под углом к субстрату (*10*). Затем следуют еще два полных закручивания (*11–17*, *31–40*) и два неполных (*26–28*, *49–50*). Цикл длительностью 7 с заканчивается латеральным покачиванием хвоста (*55–65*).

оказывается направленной вперед. Сразу же следуют его быстрые движения вправо и влево («виляние»), которые повторяются несколько раз одновременно с отведением хвоста назад – до того момента, когда он движется из стороны в сторону уже параллельно субстрату. Наиболее эффектно происходящее выглядит в средней фазе этих виляний, когда хвост, отклоняясь назад, принимает вертикальное положение и проделывает латеральные качания с амплитудой до 180° (рис. 2).

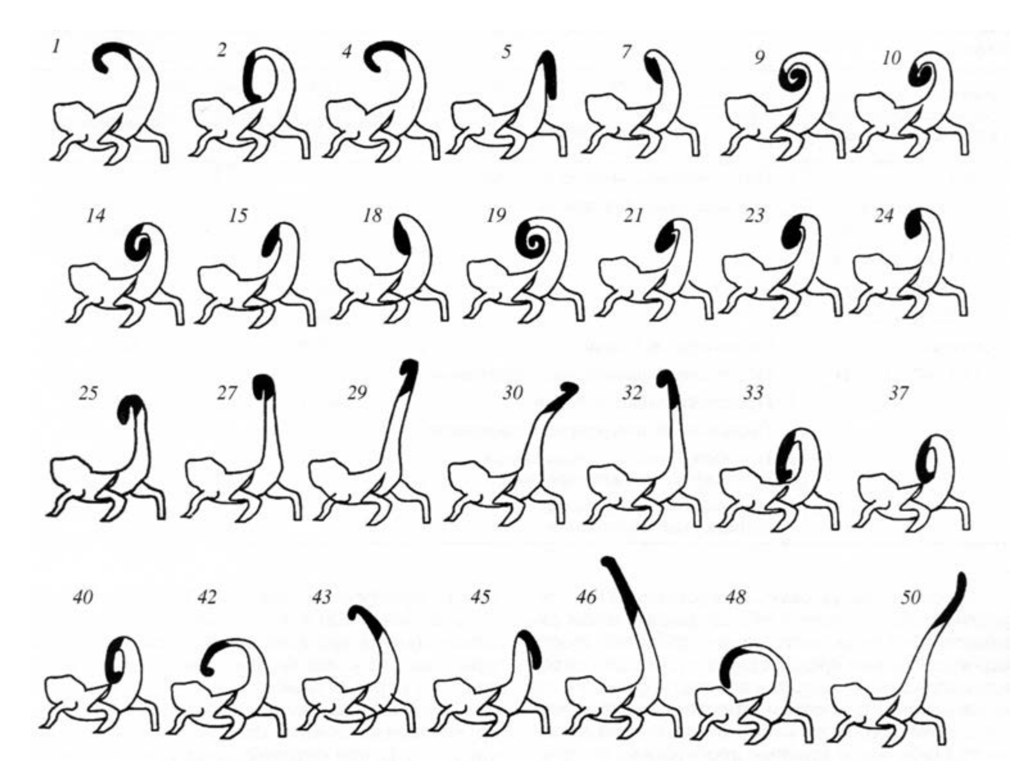


Рис. 2. Визуальный эффект движений контрастно окрашенного хвоста (его дорзальная поверхность чисто белая, концевая часть угольно-черная). Цикл состоит из неполного закручивания хвоста (*1–4*) и двух полных (*7–24*, *33-37*). После первого полного закручивания хвост удерживается высоко над субстратом (*27–32*). После второго полного закручивания следуют интенсивные виляния (*43–50*). Хорошо видно покачивание закрученной дистальной частью хвоста (*7–10*, *15–18*, *21–25*).

В последующих циклах серии движения хвоста постепенно становятся все более скупыми, сходящими на нет в последних циклах наиболее протяженных серий. Если к первому циклу серии приведенное выше описание применимо в полном объеме, то уже во втором нередко сохраняются только три «простых» закручивания, а боковые движения конца хвоста можно видеть лишь в конце последнего из них. Это виляние далее утрачивает свою интенсивность от цикла к циклу: снижается число качаний кончика хвоста и, особенно, их амплитуда. По ходу циклов уменьшается также интенсивность закручиваний – вплоть до того, что вся последовательность движений сводится к трем вялым приподниманиям почти полностью выпрямленного хвоста над субстратом. Наиболее ярко это угасание проявляется в протяженных сериях, когда самец длительное время не меняет места своего пребывания и чередует интересующие нас движения с периодами инактивности.

Изменчивость стереотипа движений хвоста. Когда вся последовательность движений выполняется в полном объеме (часто – лишь в первом цикле серии), не удается найти очевидных различий в характере этих поведенческих ансамблей между разными самцами. Иными словами, моторная координация при ее максимальной выраженности строго видоспецифична. В то же время, как уже было сказано, скорость закручивания и распрямления хвоста, а также интенсивность виляния закономерно уменьшаются по ходу подавляющего большинства серий (за редкими исключениями). Мы применяли

Таблица 2. Снижение интенсивности движений хвоста у самца ушастой круглоголовки при отсутствии внешней стимуляции.

Начало и окончание серий и протокола наблюдений в целом	Статистическая оценка зависимости в парах параметров		
	Параметры	Коэффициент Спирмена, *R*	Вероятность ошибки, *p*
Серии	1. Интенсивность виляний в цикле		
11.13.47–11.16.32	2. Порядковый номер	–0.96	<0.001
11.48.54–11.49.53	цикла	–0.96	<0.001
11.52.31–11.54.04		–0.73	0.007
11.58.16–11.59.23		–0.97	0.007
12.21.24–12.22.50		–0.83	0.002
Протокол	1. Число циклов в серии	–0.66	0.070
11.12.00–11.34.24	2. Порядковый номер серии в протоколе		
	1. Продолжительность серии	–0.71	0.047
	2. Порядковый номер серии в протоколе		
	1. Продолжительность временных промежутков между сериями	+0.86	0.014
	2. Порядковый номер данного промежутка в протоколе		

балльную оценку интенсивности этих движений со значениями от 4 (до 6 полных взмахов хвостом вправо-влево с амплитудой порядка 180°) до нуля (виляния отсутствуют полностью). С использованием этой методики затухание интенсивности виляний в четырех наугад взятых последовательных сериях, воспроизведенных утром 7.VII одним и тем же самцом при отсутствии внешней стимуляции, выглядело следующим образом:

Начало активности 11 *ч* 56 *мин* (7 циклов общей длительностью 50 *с*: 4, 3, 3, 3, 4, 3, 0); период инактивности 1 *мин* 14 *с*.

Начало активности 11 *ч* 58 *мин* (9 циклов, 67 *с*: 4, 3, 3, 3, 2, 2, 1, 1, 0); период инактивности 9 *с*.

Начало активности 11 *ч* 59 *мин* (3 цикла, 23 с: 1, 1, 0); период инактивности 27 *с*.

Начало активности 12 *ч* 00 *мин* (3 цикла, 22 с: 1, 1, 0); период инактивности 1 *мин* 20 *с*, после чего самец убегает.

Результаты статистической обработки данных по временной организации поведения этого самца приведены в табл. 2.

Из этой таблицы следует, что в сериях, состоящих из 8 и более циклов, наблюдается статистически значимая отрицательная корреляция между интенсивностью цикла и его порядковым номером в серии. Другими словами, интенсивность виляния в цикле снижается по мере следования циклов в составе серии. Аналогичная отрицательная зависимость связывает как число циклов в серии, так и общую продолжительность серии с ее порядковым номером в протоколе: по мере повторения серий они становятся короче. В то же время промежутки между последовательными сериями возрастают, о чем говорит положитель-

ная корреляция между продолжительностью промежутка и его порядковым номером. Как показал дисперсионный анализ движений этого же самца, интенсивность виляний затухает не только в последовательных циклах данной серии, но и с каждой следующей серией:

Порядковый номер цикла в серии: $df = 3$, $F = 7{,}35$, $Fcrit = 2{,}90$, $p = 0{,}006$

Порядковый номер серии в протоколе: $df = 5$, $F = 5{,}12$, $Fcrit = 3{,}27$, $p = 0{,}003$

Приведенные описания применимы лишь к стереотипу движений хвоста у взрослых самцов. У взрослых самок наблюдается только приподнимание хвоста над субстратом со слабым закручиванием самого его кончика. Боковых движений хвоста (виляний) у самок мы не наблюдали ни разу. То же в значительной степени относится и к неполовозрелым самцам, у которых, однако, очень редко можно видеть слабые виляния (балл 2). Отсюда напрашивается предположение, что данная моторная координация находится под гормональным контролем.

Стереотип движений хвоста в связи с прочими компонентами поведения ушастой круглоголовки. Описанные ансамбли движения хвоста никак не связаны с позой ящерицы в момент их воспроизведения. Животное может проделывать их стоя (все четыре конечности выпрямлены), сидя «по-собачьи» и лежа. В последнем случае движения хвоста иногда наблюдается даже у самца, почти полностью закопавшегося в песок (свободными остаются только голова и дистальная часть хвоста).

Во время наиболее острых конфликтов между самцами движения хвоста часто сочетаются с копательными движениями ног. Назад резко движутся, отбрасывая струйки песка, обе конечности одной стороны тела (обычно по два раза кряду), затем – конечности другой стороны. Другой компонент агонистического поведения – приподнимание и опускание передней части туловища за счет сгибания и выпрямления передних конечностей. В нижней позиции подбородок ящерицы касается земли. Эти движения, вполне подобные киванию агам (push-ups англоязычных авторов – см. Panov, Zykova, 1999), наблюдаются у взрослого самца перед стремительным бегом в сторону противника, который завершается атакой на него. В то время как копательные движения ног и кивания однозначно связаны с мотивацией агрессии, того же нельзя сказать о стереотипе движений хвоста, который оказывается инвариантом для агрессивного, полового и повседневного поведения. Иными словами, этот стереотип принадлежит, вероятно, иной мотивационной системе, нежели два только что описанные компонента агонистического поведения.

Наиболее тесную связь интересующий нас стереотип обнаруживает с общей двигательной активностью. Очень часто серии движений хвоста непосредственно предшествует короткий проход или проползание ящерицы вперед (нередко – с одновременным поворотом животного вокруг вертикальной оси). Те же акты локомоторной активности (либо более длинные пробежки на расстояние до десятка метров) могут вклиниваться между последовательными циклами внутри серии. В подобных случаях уместно говорить о так называемых «составных» сериях. Примером может служить следующая последовательность действий: 4, 3 – проход вперед – 4 – пробежка – 3 2 2 – пробежка – 3 3 3 2 – проход вперед с поворотом на 90° – 2 1 1 (наблюдение от 14.VII.02). Нередко одновременно с движениями хвоста (как правило, наиболее интенсивными) самец «топчется» на месте, переступая всеми четырьмя конечностями.

Тесная связь изученной моторной координации с локомоторной активностью особенно явно проявляется при так называемом «патрулировании» территории (см. ниже), когда самец проделывает короткие серии движений хвоста после каждого перемещения бегом с места на место, во время мимолетных остановок длительностью не более 1-3 с.

Очень интенсивные движения хвоста (с высокими балльными оценками виляний) неизменно наблюдаются после охотничьей вылазки и броска на жертву – в момент ее поимки и поедания.

Особенности движений хвоста в разных контекстах. У взрослых самцов стереотип движений хвоста практически одинаков (вопреки мнению Полыновой, 1982) в агонистических конфликтах между ними и при взаимодействиях самца с самкой. Одно из существенных различий состоит в том, что перед атакой самца на противника нормой оказываются серии, начинающиеся не с закручивания хвоста, а с очень интенсивного виляния (балл 4), при котором самец переступает задними конечностями с одновременными боковыми движениями крупа. Обычно эти действия совершаются агрессором лежа: он припадает к земле грудью и бросает песок назад резкими движениями конечностей (см. выше). В следующем за этим цикле (который часто оказывается и последним в серии) закручивания хвоста часто прерываются, не переходя в виляния. В результате такие короткие («незавершенные») серии состоят как бы из двух неполных циклов: первый лишен начальных закручиваний хвоста, а второй – виляний. Нечто подобное изредка можно иногда наблюдать и в действиях самца, адресованных самке, хотя интенсивность виляний здесь обычно несколько ниже (балл 3), чем при агрессивном поведении.

В тех ситуациях, когда самец периодически проделывает движения хвостом, оставаясь на одном месте при видимом отсутствии внешней стимуляции, стереотип практически не отличается от того, который сопровождает оба типа социальных взаимодействий. Различие состоит прежде всего в том, что данном в случае интенсивность виляния большей частью несколько ниже даже в самом первом цикле серии, чем в первых циклах серий при агонистические контактах самцов, где этот показатель достигает максимума (табл. 3). Кроме того, в очень длинных сериях (которые никогда не приходится видеть в социальных контекстах) интенсивность всех типов движений хвоста может достигать абсолютного минимума (о чем уже было сказано выше).

Полученные данные показывают, что именно контекст, в котором наблюдается интересующее нас поведение, во многом определяет также столь важный параметр, как количество циклов внутри серии. Как видно из табл. 1, при обоих вариантах прямых социальных взаимодействий (будь то агонистические контакты между самцами или поведение самца в присутствии самки) определенно преобладают короткие серии, состоящие из 1–3 циклов. Сходную картину дает поведение самца во время вспышек его двигательной активности, когда он систематически перемещается в пределах своей территории. Эти перемещения можно условно назвать «патрулированием» участка, хотя здесь определенно отсутствует функция охраны его границ, как мы видим это у других видов агамовых ящериц (см. Зыкова, Панов, 1986).

Создается впечатление, что во время перемещений самца по территории и в социальных взаимодействиях число циклов в серии редуцировано за счет того, что животное как бы «экономит» время, необходимое для таких форм целенаправленного поведения, как преследование противника, нападение на него, сближение с самкой и пр.

Совершенно иную картину дает поведение самца, когда он периодически проделывает движения хвостом, оставаясь на одном месте при видимом отсутствии внешней

Таблица 3. Интенсивность (%) виляний в первых циклах серии в разных ситуациях

Ситуации	Баллы первого цикла в сериях		
	4 или 3	менее 3	число серий, *n*
Обход территории (патрулирование)	51.4	48.6	37
Агонистические взаимодействия самцов*	87.2	11.8	13
Взаимодействия самца с самкой	46.1	53.9	26
Пребывание самца в одной точке	60.6	39.4	71

* Интенсивность виляний в начальных циклах серий заметно выше, чем во всех прочих контекстах ($p < 0.02$).

стимуляции. В такой ситуации серии нередко включают себя в столь значительное число циклов (до 12, 14 и даже 20), которое никогда не наблюдается в ситуациях социальной активности. Иными словами, длительность серий в среднем заметно выше при отсутствии внешней стимуляции (когда движения хвоста носят, как мы полагаем, спонтанный характер), нежели при любых вариантах поведения, которым выполняют очевидную коммуникативную (сигналы агрессии либо те, что адресуются самке) или предполагаемую социальную функцию (когда речь идет о «патрулировании»).

Различия между длительностью серий для ситуации отсутствия социальной стимуляции и тех, где так или иначе присутствует социальный контекст высоко достоверны, как показано в табл. 1. Что касается трех других выборок (агонистические контакты, взаимодействия самца с самкой, «патрулирование»), то они по существу не различаются.

Явление цикличности воспроизведения серий движений хвоста в стационарных условиях (самец остается на одном месте при неизменности внешних условий) позволяет предположить, что наблюдаемый ход событий в данном случае определяется преимущественно эндогенной ритмикой (см. также Роговин, 1989: 106).

Обсуждение

Полученные данные служат прекрасной иллюстрацией справедливости тех воззрений классической этологии, которые касаются специфики определенного класса поведенческих стереотипов. Их единственной (или, по крайней мере, главной) функцией принято безоговорочно считать функцию сигнальную. Между тем, если в соответствии с этой последней точкой зрения интересующие нас стереотипы есть адаптации социального порядка (обеспечивающие интересы особи как члена популяции), то в классической этологии такие акции рассматривали в первую очередь в контексте суждений о структуре индивидуального поведения. Здесь им приписывали гомеостатическую, «антистрессовую» функцию, служащую систематическому «сбросу» напряжения в нервной системе. А поскольку эти действия в данной системе взглядов расценивают как внешнюю проекцию циклических процессов в нервной системе животного, то нормой оказывается их выполнение в отсутствие соответствующей внешней стимуляции, т.е. в качестве спонтанных актов (так называемая вакуумная активность).

Основные предсказания энергетической модели мотивации, лежащей в основе этих воззрений (см. Хайнд, 1963), сводятся к следующим двум главным положениям. Во-первых, готовность к действию возрастает тем сильнее, чем больше времени прошло с момента предыдущего выполнения такого же действия. Во-вторых, в ряду последовательных действий интенсивность их прогрессивно снижается (как полагают, в результате сброса нервных напряжений в ходе этих акций).

Именно это мы и видим при анализе распределения во времени стереотипных движений хвоста у самцов ушастой круглоголовки. Интенсивность виляний снижается в ряду их следования внутри серии, а также при повторении серий. Снижается также число циклов в сериях и их продолжительность по мере повторения серий, а промежутки между ними, напротив, увеличиваются (табл. 2). Все это позволяет предположить, что при повторении движений хвоста снижается мотивация, лежащая в их основе. Мы видим, что эти движения возникают периодически при видимом отсутствии внешней стимуляции. Более того, число циклов в сериях, воспроизводимых самцами круглоголовок при отсутствии стимуляции, оказывается существенно выше, чем в ситуациях, где эти движения хвоста можно считать компонентом целенаправленного коммуникативного поведения (табл. 1). Следует отметить также высокую готовность к воспроизведению интересующих нас акций в ответ на неспецифические стимулы (например при поимке и поедании добычи). Явлением того же порядка оказывается воспроизведение

данной моторной координации в качестве обязательного компонента локомоторной активности. Все сказанной позволяет предположить, что интересующие нас ансамбли служат внешним выражением повышения общего уровня возбуждения (так называемая неспецифической активации, arousal англоязычных авторов – см. Панов, 1978). Сходная точка зрения высказана в работе Роговина (1989: 106). Иными словами, напрашивается вывод, что эти движения во многом находятся под контролем эндогенной ритмики.

В свете всего сказанного правомерно поставить под вопрос кажущееся самоочевидным представление о ведущей сигнальной функции стереотипных движений хвоста у самцов ушастой круглоголовки. На первый взгляд, такие сомнения выглядят абсолютно необоснованными. Действительно, причудливый рисунок этих движений и производимый ими визуальный эффект как будто бы полностью противоречат мысли, что эта акция может быть в принципе безадресной, являясь не более чем неустранимым отражением динамики нервных процессов.

И все же немало доводов можно привести в пользу идеи, что сигнальная функция имеет здесь абсолютно подчиненный характер (см. также Роговин, 1989). Из многих десятков серий движений хвоста лишь очень малая их доля приурочена к реальным социальным взаимодействиям. При этом сами взаимодействия с успехом протекают без предшествующих им «сигнальных» движений хвоста. Так, копуляция осуществляется самцом насильственно, так что от него требуется лишь быстрота бега и ловкость в удержании самки. Зато интенсивные серии движений хвоста наблюдаются сразу по завершении спаривания, когда в этих действиях, казалось бы, уже нет особой необходимости.

То же самое можно сказать и об агрессивном поведении самцов. Агрессор проделывает движения хвостом, находясь часто в десятках метров от противника, что само по себе не приводит к бегству последнего. Именно это последнее обстоятельство дает возможность нападающему в следующий момент настигнуть неприятеля. Самому акту нападения движения хвоста не предшествуют. Они воспроизводятся агрессором все то время, пока он кусает поверженного врага, а также непосредственно после его бегства с места конфликта. В обеих этих ситуациях сигнализация хвостом представляется абсолютно излишней. В первом случае поверженная ящерица просто не может видеть движений хвоста агрессора, а во втором «сигнал» оказывается явно запоздавшим. В итоге можно сказать, что и при агонистических и при половых взаимодействиях стереотип движений хвоста выглядит не как сигнализация активного партнера о его намерениях, а как результат нарастания общего возбуждения особи в момент непосредственного контакта с другой.

Что касается движений хвоста, периодически воспроизводимых самцом в то время, когда он пребывает в одиночестве, то сама собой напрашивается мысль, что эти акции есть своего рода маяковый сигнал, указывающий другим претендентам на участок, что он уже занят. В этом отношении эти действия кажутся во многом аналогичными по функции (как и по временной организации) пению птиц. Однако здесь нельзя не упомянуть об одном забавном обстоятельстве. В изученной популяции, населяющей пески с значительным развитием растительного покрова, самцы обычно воспроизводят серии движений хвоста в основании куста либо среди высокой травы, где их действия трудно заметить со стороны. В этих условиях надежная сегрегация самцов поддерживается, вероятно, в основном за счет описанной выше активной охраны территорий. В любом случае оптические сигналы гораздо менее эффективны в сфере дистантной коммуникации, нежели акустические, используемые в пении птиц.

Наиболее сильный аргумент в пользу предположения о ведущей сигнальной функции изученной моторной координации носит, к сожалению, сугубо косвенный характер и потому остается полностью недоказуемым. Он вытекает из концепции ритуализации,

согласно которой эксцессивные формы поведения формируются в ходе эволюции на базе более простых структур, становясь в конечном итоге компонентами видоспецифических коммуникативных систем. В данном случае, как и во многих других, напрашивается мысль о сопряженной эволюции окраски хвоста (контрастная черно-белая, бросающаяся в глаза на фоне блеклых тонов пустыни) и движений, акцентирующих эти окрасочные (т.н. видовые опознавательные) признаки.

В пользу подобного хода мысли говорит, в частности, факт существования резких боковых движений выпрямленного хвоста у представителей рода горных агам *Laudakia*, близко родственного круглоголовкам *Phrynocephalus.* Эти слабо дифференцированные виляния хвостом наблюдаются у агам в состоянии общего возбуждения и представляют собой как бы резервный элемент поведенческого репертуара – подобно упоминавшимся «поклонам» ушастой круглоголовки. Если следовать предлагаемой логике, у круглоголовок эволюция коммуникативных сигналов пошла по пути усложнения движений хвоста (см. Роговин, 1989; Семенов, 1997), а у агам – по линии дифференциации «поклонов» (push-ups) и таких «сопряженных» с ними морфологических структур, как горловой мешок, по-разному броско окрашенный у самцов разных видов (см. Panov, Zykova, 1997, 1999). Этот сценарий, сформулированный в столь общей форме, выглядит привычным для эволюциониста и потому – вполне правдоподобным. К сожалению, конкретные механизмы подобных эволюционных преобразований представляются сегодня совершенно необъяснимыми (если не прибегать к пресловутой теории полового отбора, которая во многом фантастична с нашей точки зрения).

Подводя итог сказанному, можно сделать вывод, что в эволюции агамовых ящериц определенно имел место имманентный процесс дивергенции поведения, первичной и главной функцией которого является противодействие перегрузке нервной системы. И хотя эти формы поведения обладают с точки зрения наблюдателя всеми атрибутами коммуникативных сигналов (броскость, иерархическая организация движений и пр.), их трудно расценивать в качестве таковых, поскольку они воспроизводятся в подавляющем большинстве случаев в отсутствие очевидной схемы коммуникации, предполагающей наличие не только отправителя сигнала, но и адресата, а также согласованности действий коммуникантов. Последние два условия в нашем случае, как правило, не соблюдаются.

В то же время мы не утверждаем, что изученные акции в принципе не могут обладать побочным сигнальным эффектом. Последний в отдельных случаях способен, вероятно, оказывать некоторое воздействие на поведение конспецифических особей, находящихся на небольшом расстоянии от конспецифика, который проделывает стереотипные движения хвоста. Каково это воздействие, сказать трудно, поскольку сама эта акция содержит информацию лишь о половой принадлежности «отправителя сигнала», но никак не о его намерениях. Напомним, что сам по себе стереотип практически одинаков в репертуарах агрессивного и полового поведения.

В любом случае можно утверждать, что характер следования во времени серий движений хвоста у ушастой круглоголовки хорошо укладывается в общие принципы организации так называемого сериального поведения, представленного в наиболее отчетливой форме в песне птиц. Аналогичное явление описано также у ящериц, именно у степной агамы, *Trapelus sanguinolentus*, самцы которой периодически проделывают серии поклонов в отсутствие социальной стимуляции (Панов, Зыкова, 1986: 237-238). У самцов кавказской агамы, *Laudkia caucasia* полный стереотип видоспецифических поклонов наблюдается преимущественно при отсутствии социальной стимуляции (когда особь пребывает постоянно используемом месте баскинга). При социальных взаимодействиях этот стереотип выглядит «усеченным», вероятно в силу того, что приоритетными формами действий самца здесь оказываются целенаправленные формы поведения (такие как сближение с партнером), а не «сигнализации о намерениях» (Panov,

Zykova*,* 1999: 228). Здесь прослеживается полная параллель с сокращением длины серий движений хвоста в социальных контекстах у ушастой круглоголовки.

В заключение необходимо отметить замечательную особенность изученного двигательного ансамбля, которую мы интерпретируем как однозначное соответствие между уровнем неспецифической активации (arousal) и интенсивностью наблюдаемых движений. По сути дела, перед нами идеальный континуум от действий минимальной интенсивности (вялое приподнимание дистальной части хвоста над субстратом и удержание ее в таком положении) – через однократное закручивание хвоста (как элемента статической позы) – к сложнейшей моторной координации, которая оканчивается вилянием, оцениваемым максимальным балом 4. Как мы уже упоминали, весь этот континуум (а чаще – его фрагменты) можно наблюдать в динамике даже в ходе одной серии движений хвоста, когда их интенсивность плавно снижается от максимальной до близкой к минимуму. Это явление замечательно в том отношении, что служит, как мы полагаем, идеальной иллюстрацией справедливости энергетической модели мотиваций. Кроме того, оно заслуживает специального рассмотрения в рамках важного вопроса о степени стереотипности врожденных моторных координаций и о природе их изменчивости (см. Schleidt, 1974).

Литература

Дольник В.Р. 1986. Изучение поведения животных с помощью анализа их бюджетов времени и энергии. С. 95-106 в: Методы исследования в экологии и этологии. Пущино.

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1986. Заметки о поведении степной агамы (*Agama sanguinolenta*). 1. Общие черты биологии, пространственная структура популяции и социальное поведение. Зоол. журн. 45(1): 99-109.

Непомнящих В.А., Гремячих В.А., Подгорный К.А. 1995. Цикличность и оптимизация поведения животных. Успехи современной биологии 115(4): 432-438.

Панов Е.Н. 1975. Этология – ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М.: Знание. 64 с.

Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1986. Заметки о поведении степной агамы (*Agama sanguinolenta*). 1. Повседневное и коммуникативное поведение. Зоол. журн. 45(1): 235-246.

Полынова Г.В. 1982. Демонстрационное поведение ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* . Зоол. журн. 61(5): 734-741.

Роговин К.А. 1989. Коммуникативное поведение песчаной круглоголовки (*Phrynocephalus interscapularis*). Зоол. журн. 68(7): 97-109.

Семенов Д.В. 1997. Пестрая круглоголовка, *Phrynocephalus versicolor* Strauch, 1876. С. 71-123 в: Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. (Ананьева Н.Б. и др). М.: КМК Лтд.

Хайнд Р.А. 1963. Энергетические модели мотивации С. 273-298 в: Моделирование в биологии. М.: Наука.

Kortmulder K., Feuth-de Bruijn E. 1993. On some generative orders of behaviour. Acta Biotheoretica 41(4): 329-344.

Panov E.N., Zykova L.Yu. 1997. Differentiation and interrelations of two representatives of *Laudakia stellio* complex (Reptilia: Agamidae) in Israel. Russian J. Herpetol. 4 (2): 102-114.

Panov E.N., Zykova L.Yu. 1999. Social behavior and communication in rock agama *Laudakia caucasia.* Russian J. Herpetol. 6(3): 215-230.

Schleidt W.M. 1974. How “fixed” is fixed action pattern? Z. Tierpsychol. 36: 184-211.

31. Биология гнездования, поведение и таксономия хохотуньи *Larus cachinnans*

1. Пространственная структура поселений и поведенческие аспекты гнездовой биологии[1]

Желтоногие «серебристые» чайки с серой мантией, распространенные в южной Палеарктике от Пиренейского п-ова до верховьев р. Амур, входят в состав так называемой «группы *cachinnans*»*,* по-русски именуемой хохотуньей. Таксономическое положение этих чаек издавна вызывало разногласия, не разрешенные и поныне. По мнению одних авторов, хохотунья представляет собой группу подвидов внутри вида *Larus argentatus* (серебристая чайка), по мнению других она принадлежит к виду *L. fuscus* (клуша). Издавна существует и третья точка зрения – о видовой самостоятельности хохотуньи (подробнее см. Cramp, Simmons, 1983: 836), что мы и попытаемся подтвердить в настоящей работе.

Дискуссионным остается не только вопрос о видовой принадлежности (или самостоятельности) хохотуньи, но и об объеме самой «группы *cachinnans».* Обычно, сюда относят формы *atlantis* и *michahellis* из юго-западной Европы, *cachinnans* s. str. из Причерноморья и Арало-Каспийского бассейна, а также *mongolicus* из Монголии и Прибайкалья. Не вполне ясен статус формы *barabensis* из Казахстана, не признаваемой некоторыми авторами (Степанян, 1975) и относимой к – «группе *cachinnans*» другими (Cramp, Simmons, 1983). Весьма спорны попытки включить в эту группу формы *omissus* (бассейн Балтийского Моря), *heuglini* (север Евразии от Кольского п-ова до низовьев Енисея) и *vegae* (северо-восток Сибири) (Stresemann, Timofeeff-Ressovsky, 1947; Kist, 1961; Cramp, Simmons, 1983). Вполне правомочен вопрос о возможной принадлежности к «группе *cachinnans*» формы *armenicus* (Армения, Турция, Иран), локализованной между расами *michahellis* и *cachinnans* из «группы *cachinnans*»*,* но не включаемой в эту группу из-за небольших расхождений в окрасочных признаках[2].

Сейчас становится очевидным, что таксономическая структура группы и всего комплекса больших белоголовых чаек не может быть раскрыта на базе одних лишь традиционных сравнительно-морфологических исследований. В силу высокой консервативности морфологических и, вероятно, цитологических и молекулярно-генетических признаков этих чаек (Ryttman et al., 1979, 1981; Shields, 1982), решающее слово остается лишь за широким сравнительно-биологическим подходом и за методами сравнительно-этологического анализа.

К настоящему времени достоверные этологические данные (к сожалению, неполные) получены лишь для одного из членов «группы *cachinnans» –* именно для формы *michahellis* из Западной Европы (Cramp, Simmons, 1983; Teyssedre, 1984). Задача настоящей работы состоит в том, чтобы дать по возможности полное описание гнездовой биологии и поведения формы *cachinnans* s. str., обитающей в пределах СССР. Приводимые здесь данные по ее биологии и поведению должны во многом способствовать про-

---

[1] Е.Н. Панов, Л.Ю. Зыкова, В.И. Грабовский. Зоол. журн. 1990 69(12): 92-105.

[2] Согласно новейшим молекулярным данным *L. cachinnans* и *L. mihahellis* принадлежат разным кладам. К той, куда входит первый из этих видов, относят *L. heuglini*, американских *L. smithsonianus, L. dominicanus, L. glaucescens* и *L. californicus*. Ко второй кладе относят *L. atlantis, L. argentatus, L. hyperboreus*, а также *L. marinus. L. armenicus*, выделяемая в самостоятельный вид, близка к паре видов *L. mihahellis – L. atlantis*. См. Liebers-Helbig et al., 2010. The herring gull complex (*Larus argentatus – fuscus – cachinnans*) as a model group for recent Holarctic vertebrate radiations. Pp. 351-370 in Evolution in action (Glaubrecht M. ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. http://gull-research.org/papers/gullpapers1/2010-Herring%20Gulls-Springer%20Verlag.pdf.

верке существующих гипотез относительно эволюционной истории «больших белоголовых чаек».

Основные данные собраны в период с 27 апреля по 27 мая 1980 г. у восточного побережья залива Кара-Богаз-Гол и в апреле-мае 1983, 1984, 1986 и 1987 гг. (всего 110 дней) на о-ве Огурчинский, расположенном у входа в Туркменский залив Каспийского моря. Дополнительные данные из района юго-восточного Каспия получены весной 1979 г. в заливе Кара-Богаз-Гол (Панов, Зыкова, 1981). Кроме того, использованы результаты изучения популяции о-ва Смеха (оз. Тенгиз, Казахстан, 1987 г.), таксономическая принадлежность которой остается спорной. Обитающих в северном Казахстана чаек относят к форме *taimyrensis* (иногда выделяемой в самостоятельный вид – Бутурлин, 1934) либо *barabensis* (Долгушин, 1962) или же рассматривают в качестве гибридной популяции *barabensis* (= *taimyrensis*) x *cachinnans* (Дементьев, 1951; Meise, 1975)[3] .

Пространственную структуру поселений исследовали методом картирования гнезд на пробных площадках в разных типах местообитаний и в «коридорах» 100-метровой ширины, пересекающих несколько типов местообитаний (Грабовский, 1987). Рост и смертность птенцов изучали с применением индивидуального мечения. В 1984 г. проведено всестороннее изучение судеб 16 гнезд (давших 14 выводков) в выгородке диаметром около 50 м, ограниченной заборчиком из плотного полиэтилена высотой около 1 м. Наблюдения за поведением взрослых птиц и птенцов проводили из укрытия (засидка из металлических трубок с натянутой на них мешковиной) и наговаривали на диктофон. Условия записи и анализа звуковых сигналов хохотуньи будут описаны в сообщении 3.

Местообитания и структура гнездовых поселений

В период гнездования хохотунья занимает весь спектр местообитаний внутри ландшафта прибрежных островов – от полностью лишенного растительности песчаного пляжа до кустарниковых зарослей разной степени сомкнутости. На островах, где имеются выходы основной породы, этим каменистым участкам птицы отдают предпочтение перед угодьями с глинистым и песчаным грунтом (Зыкова, Панов, 1983). На островах намывного типа при значительном разнообразии представленных здесь местообитаний никаких устойчивых биотопических предпочтений обнаружить не удалось. На о-ве Огурчинский хохотуньи гнездятся на пляже, на сухих песчаных участках, покрытых сплошным слоем раковин моллюсков, на ровных или слегка всхолмленных травянистых участках среди кустарниковых порослей (гребенщик *Tamarix* sp. и селитрянка *Nitraria* sp.), по склонам и на вершинах прибрежных дюн либо барханов, расположенных в центре острова. И если в северной половине острова гнездовые поселения приурочены к полосе пляжа и к грядам песчаных дюн, то в 20 км к югу основная масса птиц гнездится на большем удалении от моря, на всхолмленных травянистых участках с редким кустарником.

Неравномерность распределения гнездовых колоний хохотуньи на о-ве Огурчинский определенно не продиктована биотопическими предпочтениями. Границы поселений хохотуньи, как правило, не совпадают с границами геоморфологических и (или) растительных формаций. Хотя, как будет показано ниже, структура местообитаний в какой-то мере модифицирует показатели плотности гнездования, этот факт едва ли оказывает существенное воздействие на численность хохотуний в разных занимаемых ими участках крупного острова.

Характер заселения хохотуньями пригодных для гнездования угодий может быть совершенно различным. Мелкие острова подчас заселяются полностью, так что границей поселения является береговая полоса острова. Иногда часть гнезд располагается даже в прибойной полосе (они позже гибнут от затопления) – даже если гнезда в незатопляемой центральной части острова расположены с необычно низкой плотностью (Зыкова, Па-

нов, 1983). При гнездовании на крупных островах (порядка 1 км^2 и более) хохотуньи используют лишь небольшую часть пригодной площади. Даже в одном регионе наблюдаются резкие локальные (и, возможно, временные) различия в пространственных характеристиках поселений. Так, в заливе Кара-Богаз-Гол на о-ве Тараба длиной 10 и шириной 3 км, в периферической его части располагалось 14 разобщенных колоний общей численностью 259 пар (Исаков, 1948) . В 1979 г. в том же регионе на безымянном острове того же типа (порядка 9 км^2) обнаружены только две удаленные друг от друга колонии, состоявшие в общей сложности не более чем из 20 пар. На о-ве Огурчинский площадью порядка 150 км^2 в период наших наблюдений (1984–1987 гг.) ежегодно гнездилось около 20 тыс. пар хохотуний, объединенных в составе непрерывного, по существу, поселения, протянувшегося примерно на 20 км вдоль западного побережья острова.

Плотность гнездования хохотуний может сильно варьировать даже в пределах компактной колонии, полностью занимающей небольшой остров. Варьирует она и в пределах локального участка плотного поселения. На безымянном островке в заливе Кара-Богаз-Гол размерами 600 × 400 м в колонии общей численностью около 50 пар на предпочитаемом чайками каменистом участке среднее минимальное расстояние между гнездами составляло 2.4 ± 0.24 м, а на двух других участках с глинистым грунтом –7.2 ± 1.39 м и 93 ± 1.61 м (Зыкова, Панов, 1983). На о-ве Смеха (оз. Тенгиз) в колонии из 424 пар этот показатель варьировал от 2.2 ± 0.14 до 4.1 + 0.25 м, причем найденные различия не обнаруживали связи ни со структурой местообитания (однотипного по всему острову), ни с расположением исследуемых группировок относительно центра острова. В центральных участках среднее минимальное расстояние составляло 3.7 ± 0.25 м, а на периферии по соседству друг с другом располагались участки с максимальной (средние 2.2 ± 0.14 – 2.6 ± 0.75 м) и минимальной (средние 3.9 ± 0.23 – 4.1 ± 0.25 м) плотностью.

Увеличению плотности гнездования способствует присутствие объектов, резко выделяющихся на фоне субстрата, однотипного во всех прочих отношениях. Такими объектами могут быть, например, кусты среди песчаных или травянистых угодий или выбросы плавника на пляже. При сравнении плотности гнездования в двух соседних участках поселения, один из которых отличается от другого полным отсутствием кустарниковой растительности, оказалось, что они достоверно разнятся по величине средней минимальной дистанции между гнездами. На о-ве Огурчинский в 1983 г. на лишенной кустарника пробной площадке среднее минимальное расстояние между гнездами составляло 4.0 ± 0.30 м (n = 31), а в соседнем заросшем кустарником участке –3.2 ± 0.17 м (n = 45; t = 2.94, p<0.05).

Суммарные оценки плотности гнездования хохотуний на том же острове в 1986–1987 гг. дали существенно иные результаты. На удаленных от берега участках острова (подобных обследованным в 1983 г.) средняя минимальная дистанция между гнездами варьировала от 5.7 ± 0.61 м до 9.6 ± 0.52 м, а в прибрежной полосе на границе пляжа и ракушечника, где сконцентрированы выбросы плавника и водорослей – от 7.6 ± 0.36 м до 10.2 ± 0.94 м. Широкий разброс приведенных выше значений данного параметра (2.1–10.2) свидетельствует об отсутствии у хохотуний видоспецифических требований к определенным условиям плотности гнездования. Яркой иллюстрацией этому может служить рис. 1.

Не отличается постоянством и характер размещения гнезд относительно друг друга, к тому же меняющийся зачастую на разных стадиях формирования колонии в течение одного гнездового сезона, а также от сезона к сезону. В тех местообитаниях, которые не подвержены нерегулярным воздействиям прибоя и штормов и потому названы нами «стабильными местообитаниями», гнезда наиболее рано гнездящихся пар неизменно распределены случайно. Распределение гнезд тех пар, которые приступили к гнездованию позже (что мы связываем с их более поздним вселением в колонию), отличается от случайного и является либо регулярным, либо контагиозным. В этих место-

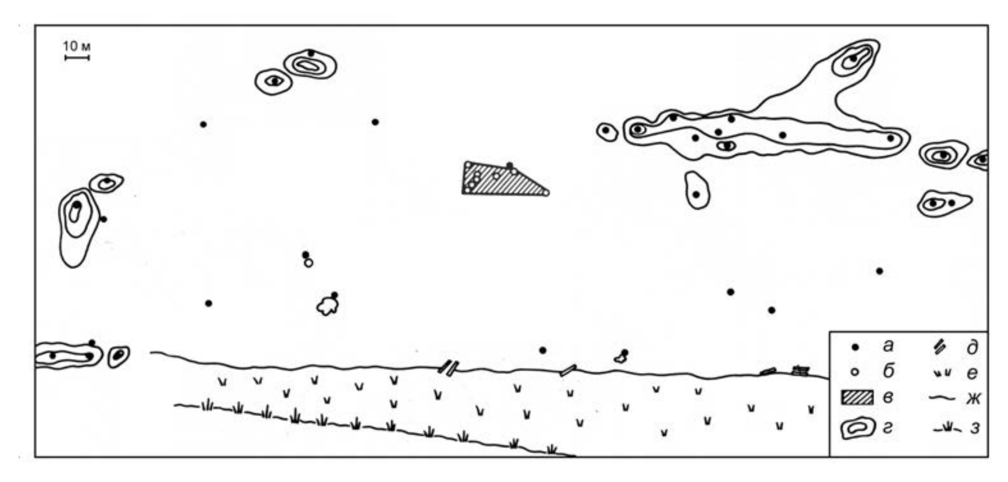


Рис. 1. Вариабельность в характере размещения гнезд хохотуньи на ракушечнике и в прибрежных дюнах (прибрежный участок в срединной части о-ва Огурчинский): *а* – гнезда хохотуньи; *б* – гнезда черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus; в* – колония черноголового хохотуна; *г* – дюны; *д* – выброшенные морем доски; е – заросли солянок; *ж* – граница прибойной полосы при штормах; *з* –граница между пляжем и ракушечником.

обитаниях окончательное распределение всех гнезд независимо от сроков их основания может в одних участках поселения оказаться случайным, в других – регулярным, в третьих – контагиозным. Характер распределения гнезд на каждом данном участке незначительно изменяется от сезона к сезону, что может быть связано с приверженностью чаек к однажды выбранному месту или даже к прошлогоднему гнезду.

В «нестабильных местообитаниях», каковыми являются подверженные воздействию затоплений и штормов участки берега с выбросами плавника, наблюдается четко выраженная тенденция к контагиозному размещению гнезд на всех стадиях гнездового цикла. С применением специальных тестов (Грабовский, 1987) и ЭВМ было показано, что в формирующихся в такого рода местообитаниях «линейных» колониях (рис. 2) гнезда сгруппированы в кластеры, величина которых на разных участках колонии незначительно варьирует (от 7.2 ± 1.65 до 9.5 ± 3.09 гнезд в пределах кластера). Не исключено, что такого рода агрегации могут оказаться компонентами более крупных кластеров типа субколоний, которые объединяют в своем составе до 20–25 пар.

Характер распределения гнезд внутри колонии обусловлен, по всей видимости, множеством взаимосвязанных факторов, среди которых наравне с социальным притяжением и отталкиванием важную роль должны играть персональные связи чаек с их прошлыми местами гнездования, а также возникающие на этой почве популяционные традиции. Влияние предшествующего индивидуального опыта может существенно модифицировать формы коллективного существования в «старых» колониях, локализованных в стабильных местообитаниях. Об этом свидетельствует, в частности, относительное постоянство расположения гнезд из года в год, равно как и отмеченные нами случаи откладки яиц в прошлогодние гнезда (сохраняющиеся в стабильных местообитаниях к следующему сезону гнездования). В нестабильных местообитаниях роль предшествующего опыта и традиций сведена до минимума, о чем свидетельствуют изменения границ колонии из года в год. В частности, северная граница молодой прибрежной колонии на о-ве Огурчинский в 1987 г. отодвинулась от прошлогодней примерно на 400 м.

Существованием традиций можно объяснить и отсутствие у хохотуний устойчивой связи с теми или иными местообитаниями. Мы предполагаем, что однажды сформиро-

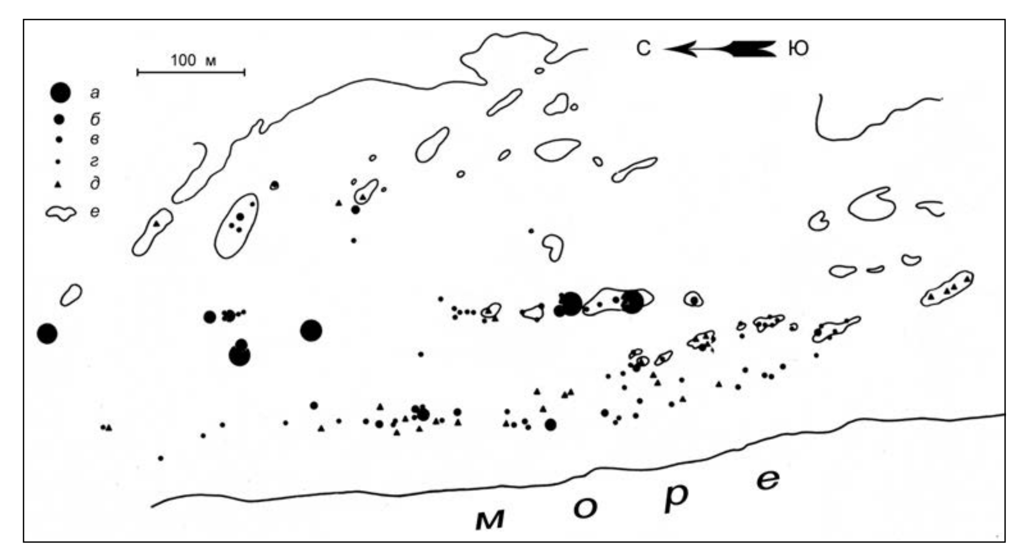


Рис. 2. Фрагмент линейной колонии (нижняя часть схемы), переходящей на прибрежные дюны (о-в Огурчинский, северный край поселения). Различными символами показаны гнезда, откладка яиц в которые происходила в разные сроки: *а* – с 5 по 10 мая; *б* – с 11 по 15 мая; *в* – с 16 по 20 мая; *г* – с 21 по 25 мая; *д* – после 26 мая; *е* – дюны.

вавшаяся группировка из года в год гнездится на одном и том же месте, игнорируя идущие здесь долговременные процессы изменения растительности, которые во многом обязаны деятельности самих чаек. Иными словами, физиономический облик местообитания в момент первого его заселения чайками может иметь очень мало общего с тем, что мы видим в данной колонии сегодня. Если это так, то при обсуждении биотопических связей хохотуньи уместно было бы говорить не только о степени ее предпочтений к тому или иному местообитанию, но и о диапазоне терпимости вида к меняющимся во времени условиям его существования.

Локализация, структура и степень сохранности гнезд

В характере локализации гнезд существует широчайший спектр вариаций. Один из полюсов этого спектра представлен гнездами, располагающимися без всяких укрытий посреди чистого песчаного пляжа или ракушечника, другой полюс – прекрасно укрытыми гнездами, выстроенными в своеобразных глубоких «нишах» под нависающими со всех сторон ветвями пышного куста.

Общим моментом, объединяющим все разнообразие способов локализации гнезд, является то, что они почти неизменно располагаются около объекта, нарушающего единообразие субстрата. Это может быть небольшая щепка на гладкой поверхности чистого песка, кустик злака, стволик погибшего куста, пышный живой куст, прошлогоднее гнездо и т.д. Все такие объекты служат, по всей видимости, важными ориентирами, обозначающими центры социальной активности в момент формирования пары, на стадии брачных игр и в начале гнездования.

Можно было бы думать, что помимо этой коммуникативной и социальной функции, объекты, около которых строится гнездо, в определенных ситуациях должны выполнять и важную защитную функцию. Данные о повышенной гибели открытых гнезд (Исаков, 1948) свидетельствуют в пользу гипотезы, что гнездование под кустами в принципе может быть более предпочитаемой стратегией, чем открытое гнездование.

Полученные нами данные не подтверждают этой гипотезы. При изобилии кустов в обследованных участках поселения далеко не все они осваивались чайками. Из 643 гнезд, обследованных в 1984 г. на о-ве Огурчинский, только 136 (21.2%) были выстроены под кустами. К этому следует добавить, что, в противоположность данным Исакова (1948), потери в этих гнездах к началу вылупления птенцов (43% от числа отложенных яиц) были даже несколько большими, чем в открыто расположенных гнездах (3.1–3.5%).

Другой адаптивной особенностью гнездостроительного поведения хохотуньи могло бы быть стремление располагать гнездовую постройку на возвышениях. Такая тенденция бесспорно оправдана при гнездовании в прибрежной полосе, заливаемой при сильных штормах, где гнезда хохотуний гибнут от затопления. Хохотуньи гнездятся здесь как при недостатке, так и при избытке свободных мест в недосягаемых для волн участках суши. Оказалось, что это стремление располагать гнезда как можно выше не чуждо чайкам, но реализуется оно далеко не всегда. Из 585 обследованных гнезд только 128 (21.9%) располагались в вершинной части господствующих над местностью элементов рельефа. Основная часть гнезд (6.3%) были выстроены на ровных участках и 13.8% – на склонах холмов, дюн и барханов.

В связи со сказанным упомянем также и называемые «многослойные» гнезда высотой до 20–70 см, которым обычно приписывается функция защиты от затопления (см., например, Самородов, 1985: 68). Мы ни разу не находили такие гнезда на пляже, где их скорее всего следует ожидать. Единственное «многослойное» гнездо среди нескольких тысяч осмотренных нами располагалось в незатопляемом участке острова в заливе Кара-Богаз-Гол.

Гнезда хохотуний чрезвычайно вариабельны по размерам и по характеру строительного материала, различного в разных местообитаниях. На пляже это в основном зостера (*Zostera nana*)*,* черный цвет которой делает выстроенные среди светлого песка гнезда заметными с расстояния в десятки метров. На центральных участках острова гнезда изготовлены из сухой травы. Место локализации поселения, расположенного в травянистых местообитаниях, хорошо заметно издалека из-за множества белых перьев, ярко блестящих в лучах солнца. Эти же перья используются для выстилки многих гнезд, что еще более демаскирует их. В этой связи возникает вопрос, действительно ли стереотип, заставляющий родителей уносить скорлупу яйца от гнезда (Тинберген, 1974), представляет собой элемент антихищнического поведения, направленного на маскировку гнезда. Хохотуньи, как и изученные Тинбергеном серебристые чайки, не оставляют скорлупу около гнезда, но от этого их гнезда, обильно выложенные белыми перьями, не становятся менее заметными для хищников.

Собственно гнездостроительное поведение у хохотуний теснейшим образом вплетено в брачное демонстративное поведение и будет рассмотрено в посвященном этой теме разделе 2. Здесь лишь отметим, что птицы продолжают приносить строительный материал для гнезда на протяжении всего периода насиживания.

Экологические и поведенческие корреляты величины кладки и других ее особенностей

Средняя величина кладки у расы *cachinnans* по литературным данным варьирует от 1.9 до 2.9 (Зыкова, Панов, 1983; Юдин, Фирсова, 1988). Средняя величина кладки на о-ве Огурчинский составила в 1984 г. 2.58 ± 0.03 (n = 834). Не обнаружено зависимости между величиной кладки и местом локализации гнезд. В 1984 г. в гнездах, расположенных открыто (n = 75), средняя величина кладки составила 2.57 ± 0.04. в гнездах под кустами (n = 136) 2.55 ± 0.05. В 1987 г. в прибрежных линейных колониях средний размер кладки (2.27 ± 0.07, n = 166) оказался достоверно более низким ($p < 0.01$), чем в других частях поселения (2.51 ± 0.03, n = 499). Это может быть связано с преобладанием молодых птиц в прибрежных нестабильных местообитаниях.

По данным учетов на одной и той же площадке, в теплую весну 1983 г. (141 гнездо) и в холодную весну 1984 г. (82 гнезда), можно сделать вывод о влиянии погодных условий на величину кладки. В 1983 г. средняя величина кладки была достоверно выше (2.94 ± 0.03 против 2.54 ± 0.07. $n = 5.13$, $p < 0.01$). Доля кладок с тремя яйцами составляла в 1983 и 1984 гг. соответственно, 90.1% и 62.2%.

Число яиц в гнездах хохотуний варьирует от одного до пяти. При анализе содержимого 485 гнезд на о-ве Огурчинский в 1984 г. в 306 (63.1%) было по три яйца. Гнезда с двумя яйцами составляли 28.7%, а с одним – 7.2%. Кроме того. в четырех гнездах (0.8%) было по четыре яйца и в одном (0.2%) – пять яиц. Судя по окраске яиц, максимально варьирующей в кладках из четырех и пяти яиц, такие кладки, скорее всего, являются сдвоенными.

Это предположение косвенно подтверждается тем, что увеличенные кладки особенно часто встречаются в молодых колониях, локализованных в нестабильных местообитаниях. В 1986 г. в северной, растущей части поселения хохотуний на о-ве Огурчинский 11 из 204 осмотренных гнезд содержали кладки из четырех-пяти яиц. Доля их (5.39 ± 0.02%) была достоверно выше, чем в центральных частях поселения, локализованных в стабильных местообитаниях (1.6 ± 0.01%, $p < 0.05$). В 1987 г. встречаемость увеличенных кладок оказалась еще более высокой (8.58% в выборке из 138 гнезд). Сдвоенность кладок может быть обусловлена неравным соотношением полов (с преобладанием самок) в периферических частях поселения, как это описано для ряда видов чайковых (Fox, Boersma, 1983; Feterolli, Blokpoel, 1984), что ведет к формированию полигинических трио из одного самца и двух самок. Возможно также откладывание яиц в чужие гнезда холостыми самками, не нашедшими себе партнера.

Гибель яиц в разных регионах и в разные годы может иметь самый различный масштаб. На пробной площадке, содержащей 141 гнездо (о-в Огурчинский, 1983 г.), из 407 яиц было уничтожено хищниками три (0.7%) и бесследно пропало 92 (22.6%). На следующий год в 485 гнездах (1250 яиц) к началу вылупления птенцов погибло не более 34 яиц (2.7%). При этом на постоянном маршруте (23 гнезда), где птицы подвергались систематическому беспокойству со стороны наблюдателей, гибель яиц оказалась очень высокой (из 59 яиц погибло 26, что составляет 44.1%). На о-ве Смеха (оз. Тенгиз, северо-восточный Казахстан) в условиях очень высокой плотности гнездования и резкого дефицита корма к моменту массового вылупления птенцов погибло не менее 50% от числа отложенных яиц, учтенных неделей ранее (Панов, Зыкова, 1981). По данным Исакова (1948), от хищников (без учета потерь от сбора яиц людьми) погибло 34 гнезда из 259, что при средней величине кладки 2.55 составляет 13.2% гибели от числа отложенных яиц. Следует отметить, что наиболее вероятной причиной потерь на стадии насиживания является хищничество самих хохотуний.

Яйца в кладках хохотуний имеют несомненно криптическую окраску. Она варьирует от светло-оливковой до светло-(иногда желто-) зеленой. В случайной выборке из 144 яиц (47 гнезд) преобладали яйца оливковой окраски (43.1%). На втором месте по частоте встречаемости стояли яйца с зеленоватой окраской – от оливково-зеленоватых до светло-зеленых (39.6%). Другой достаточно распространенный тип окраски – серо-оливковый (13.9%). Изредка встречаются также серовато-бурые (1.4%) и бирюзово-голубые (2.1%) яйца. Лишь в одном гнезде (примерно из 2 тыс. осмотренных) яйца были чисто белыми. Среди 35 гнезд с тремя яйцами в 23 все они были практически одинаковы по окраске. В семи гнездах при одинаковом общем тоне яйца внутри кладки различались лишь интенсивностью окраски (например, два темно-оливковых и одно светло-оливковое). Лишь в пяти гнездах яйца в пределах каждой кладки различались по основному тону (например, два светло-оливковых и одно зеленое; темно-зеленое, светло-зеленое и голубое).

По литературным данным, длина яиц у формы *cachinnans* варьирует в пределах 63.3–84.0 мм, ширина 40.0–55.0, средние размеры (в разных регионах) 70.9–72.8 × 49.0–50.4 мм (Юдин, Фирсова, 1988). Размеры 126 яиц (40 гнезд) с о-ва Огурчинский таковы: длина 63.0–78.2 мм (среднее 70.1 ± 0.26 мм), ширина 42.1–52.0 мм (среднее 48.6 ± 0.14 мм). Очень редко кладки хохотуний содержат, помимо нормальных, аномально мелкие («карликовые») яйца. По одному такому яйцу содержалось в кладке из трех яиц и в двух кладках из двух яиц – в выборке, включавшей в себя около 2 тыс. гнезд.

Темпы роста птенцов, их диффренциальная смертность и поведение в выводках

В момент вылупления масса птенца варьирует в пределах от 42 до 74 г (среднее 61.9 ± 2.24 г, $n = 40$). Как правило, масса новорожденного птенца коррелирует с порядком его вылупления, будучи максимальной у старшего («первого») птенца в выводке и минимальной у младшего («третьего» в наиболее многочисленных семьях с тремя птенцами; см. табл. 1).

Имеется корреляция между объемом яиц и массой вылупляющихся из них птенцов ($r = 0.61$, $p < 0.001$, $n = 28$) . Неоплодотворенными могут быть как относительно мелкие яйца (объемом порядка 46.7 см^3)[4], так и яйца, близкие по объему к среднему значению признака (например, 52.5 см^3). В шести из семи трехяйцовых и в трех двухяйцовых кладках, находившихся под постоянным наблюдением, порядок вылупления птенцов соответствовал ранжированию яиц в каждой из этих кладок по их объему: первым вылуплялся птенец из самого крупного яйца, последним – из самого мелкого. Лишь в одной трехяйцовой кладке из семи первым вылупился птенец из среднего по размеру яйца, а вторым – из самого крупного. При этом соотношение объемов яиц и массы вылупляющихся из них птенцов (в порядке вылупления) было следующим: 47.9 см^3 – 64 г, 52.7 см^3 – 55 г, 46.2 см^3 – 56 г. Иными словами, масса птенцов, вылупившихся из самого мелкого и самого крупного яиц, в первые сутки была практически одинаковой.

Наблюдения за 11 трехяйцовыми кладками, в которых все яйца дали птенцов, показали, что в семи из них (63.6%) первые два птенца вылупились в течение одних суток (в одной из этих кладок в течение суток вылупились все три птенца). В этих кладках третий птенец вылуплялся на следующий день (три кладки) или через день (три кладки) после вылупления первых двух. Таким образом, примерно в одной трети гнезд с кладками из трех яиц вылупление завершается на протяжении всего лишь двух суток. В прочих гнездах оно более растянуто, занимая 3–4 дня (максимально до 6 суток). Из четырех двухяйцовых кладок в одной вылупление закончилось за один день, в одной – за 2 дня и в одной – за 3. В целом хохотунью можно отнести к числу видов с относительно слабо выраженной асинхронностью вылупления (Зыкова и др., 1985) .

Таблица 1. Средние значения массы новорожденных птенцов хохотуньи (о-в Огурчинский, 1983–1984 гг.)

Относительный возраст птенцов в выводке	«Первые» (n =17)	«Вторые» (n =11)	«Третьи» (n = 12)
Средняя масса птенцов	66.97 ± 1.31 σ = 5.39	65.36 ± 1.53* σ = 5.07	60.92 ± 1.08** σ = 3.74
Масса в % от массы «первого» птенца	100	97.6	91.0

* Отличия от массы «первых» птенцов недостоверны ($t = 0.8$).

** Отличия от массы «первых» птенцов достоверны ($t = 3{,}56$, $p < 0{,}05$).

4 Объем яиц рассчитан по формуле $p \times (d^2 l)$ (без учета коэффициента формы).

Достаточно синхронизированное вылупление всех птенцов в выводке способствует выравниванию их шансов на выживание. При наблюдении в выгородке (где возможны длительные абсолютные учеты выживших и погибших птенцов) за 6 полными выводками подтвердилась возможность высокого выживания младших («третьих») птенцов. Три из них были прослежены до 6 суток жизни, два – до 8 и один – до 9. Из этих шести «третьих» птенцов три по скорости весового прироста в сутки отставали от более старших птенцов своих выводков, а два других в последнюю дату наблюдений за ними по приросту массы опережали «вторых» птенцов в своих выводках (один из этих «третьих» птенцов почти сравнялся по массе с «первым»). Этот последний птенец был единственным погибшим из всех шести «третьих», так что его гибель никак не может быть следствием голодания. Она была обусловлена травмой от нападения взрослой хохотуньи. В одном из описываемых выводков «третий» птенец оказался единственным выжившим в течение первых 10 суток после начала вылупления данного выводка. В итоге к концу наших наблюдений из 18 птенцов, вылупившихся в рассмотренных шести семьях, можно считать погибшими одного «первого» птенца, трех «вторых» и одного «третьего». Темпы увеличения массы и роста плюсны в течение первых 10 суток их жизни показаны на рис. 3.

Анализ более обширных выборок, полученных без огораживания локальной группировки гнезд, дает менее надежные результаты, поскольку многие птенцы (как живые, так и погибшие) могут быть не найдены. Данные учетов 1983 г., охвативших 59 выводков из трех птенцов и трех – из двух птенцов, приводят к следующим результатам. В первые 7–10 дней после начала массового вылупления определенно погибли 8.1% «первых» птенцов, 8.3% «вторых» и 22.0% «третьих». При всей ориентировочности этих оценок остается несомненной сравнительно высокая (порядка 50%) выживаемость «третьих» птенцов до начала миграций выводков из поселения к морскому побережью.

Выравниванию шансов птенцов на выживание способствуют также особенности социальных отношений внутри выводка. Во-первых, родители не пытаются уводить своих птенцов от гнезда до того, как все они достаточно окрепнут; во-вторых, подрастающие птенцы достаточно автономны друг от друга, за счет чего между ними отсутствует прямая конкуренция из-за корма, поставляемого родителями. Такая конкуренция может иметь место лишь в первые 3–4 дня после вылупления, пока птенцы держатся в гнезде или рядом с ним единой компактной группой. В возрасте 5–6 дней птенцы начинают перемещаться в окрестностях гнезда самостоятельно, независимо друг от друга. В это время каждый из них может иметь собственный устойчивый маршрут и собственное излюбленное убежище. Родители постоянно осведомлены о местах пребывания птенцов и нередко кормят каждого из них по отдельности. Во время кормления одного из птенцов сюда же могут приходить из своих укрытий и другие, если они в данный момент голодны. Иными словами, при благоприятных кормовых условиях каждый птенец в какой-то степени самостоятельно регулирует удовлетворение своих пищевых потребностей. Такой тип отношений в семье может приводить к выигрышу достаточно активных младших птенцов, так что они способны опередить по темпам роста птенцов старшего и среднего возраста (Зыкова и др., 1985).

Стремление к эмиграции из района гнезда возникает у птенцов обычно не ранее того момента, как старший из них достигает возраста 8 дней. В это время младший птенец обычно находится в возрасте не менее 6 дней и имеет массу порядка 150 г, т.е. почти втрое большую, чем в момент вылупления. Это обеспечивает всем трем птенцам возможность на равных следовать за родителями. У последних ярко выраженное стремление к эмиграции из района гнезда наступает на 3–4 дня позже, и эта отсрочка еще более увеличивает шансы младших членов выводка без отставания следовать за старшим. Максимальное время пребывания выводка в гнездовом поселении составляет 13–15 дней.

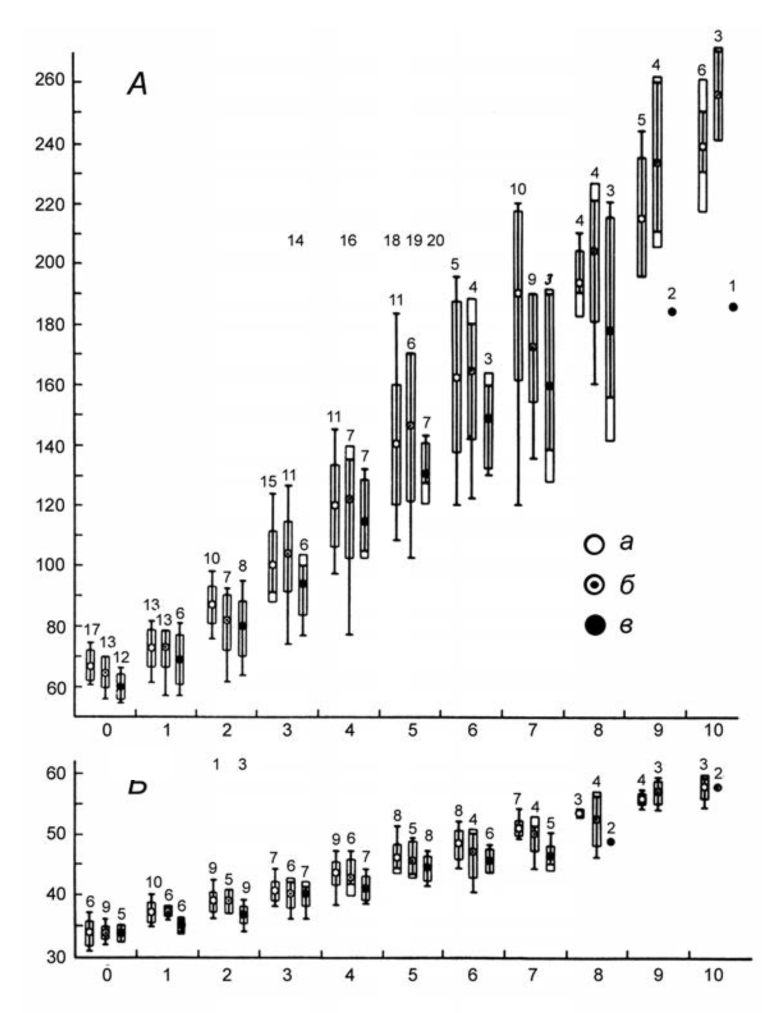


Рис. 3. Темпы увеличения массы (*А*) и роста плюсны (*Б*) у птенцов хохотуньи (о-в Огурчинский): *а* – «первые» птенцы; *б* – «вторые» птенцы; *в* – «третьи» птенцы; показаны средние*,* пределы вариации признаков) и дисперсия. Цифры – количество взвешенных и измеренных птенцов. По оси абсцисс – возраст птенцов (сутки), по оси ординат: для *А* – масса тела (*г*), для *Б* – длина плюсны (мм).

Гибель птенцов в период до начала миграций обусловлена (помимо действий абиотических факторов и болезней) чрезмерно ранним началом самостоятельных перемещений пуховиков в районе гнезда. В одном случае птенец покинул окрестности своего гнезда в возрасте 2 суток и через 3 дня погиб от истощения, находясь все это время около другого гнезда с птенцами, где он не получал корма от хозяев этого гнезда. Из двух других птенцов, ушедших от своих гнезд в возрасте 6 дней, один пропал без вести, а другой был убит на чужом участке.

Во время пребывания в поселении птенцы обычно находятся под укрытием растительности (в густых кустах в случае их наличия на участке), откуда выходят в ответ на призыв взрослой птицы, готовой кормить птенца. Агрессивность взрослых по отношению к чужим птенцам, эпизодически или постоянно пребывающим на их гнездовом участке, как правило, отсутствует.

Основная гибель птенцов происходит уже во время миграций из поселения к морскому побережью. Она в большой степени может быть связана с тем, что реакция затаивания у птенцов в целом неустойчива. При подходе к нему наблюдателя птенец может остаться неподвижным 2–3 *мин*, после чего вскакивает и убегает на десятки метров. При этом он, по всей вероятности, позже не может вернуться на покинутое им место, теряет родителей и затем гибнет от голода (Зыкова и др., 1985). Реакцию бегства могут, в принципе, вызвать любые крупные млекопитающие, к числу которых на о-ве Огурчинском относятся джейраны, одичавшие ослы, а также верблюды и овцы.

Формирование яслей для птенцов хохотуньи в естественных условиях не характерно. Ясли могут формироваться лишь в совершенно открытом ландшафте (например, на пляжах) при условии появления таких тревожащих объектов, как вертолет, люди, крупные млекопитающие (Панов, Зыкова, 1981).

Приведенные выше материалы по пространственной организации поселений и по особенностям гнездовой биологии хохотуньи указывают на широкую вариабельность каждого из рассмотренных параметров (будь то величина гнездовых поселений, плотность гнездования, место расположения и структура гнезда и т.д.). В силу этого полученные нами данные относительно мало информативны в плане сопоставлений хохотуньи с другими близкими ей формами из «группы больших белоголовых чаек».

Вместе с тем, приведенные здесь данные позволяют допустить существование некоторых межвидовых различий в социальном (и, возможно, в гнездостроительном) поведении хохотуньи и *L. argentatus* s. str. Не исключено, в частности, что настоящие серебристые чайки могут характеризоваться несколько большей терпимостью к высокой плотности гнездования, чем среднеазиатская хохотунья. Например, в крупной колонии на о-ве Мей (Великобритания, форма *L. a. argenteus*) средние минимальные расстояния между гнездами составляют всего лишь 1.42 м и при этом сравнительно мало варьируют (стандартная ошибка 0.37 м). В материковых колониях той же формы на севере Западной Европы плотность расположения гнезд может достигать 6.24 на 100 $м^2$ при расстояниях между соседними гнездами 0.6 м. В случае гнездования серебристых чаек на крышах зданий, т.е. при отсутствии визуальных барьеров, среднее расстояние между гнездами не превышает 2 м (обзор см. Cramp, Simmons, 1983: 824) . Если же обратиться к нашим данным по хохотунье, то в ее поселениях средние минимальные дистанции не бывают меньше 2.1 м, а в большинстве случаев заметно больше (2.6–9.5 м). Для подтверждения реальности намечающихся здесь различий между серебристой чайкой и хохотуньей необходимы дополнительные оценки плотности гнездования первого вида с применением методов, использованных в настоящей работе (Грабовский, 1987).

Любопытен факт устройства гнезд хохотуньями в глубоких нишах под густыми кустами, а также довольно регулярное использование ими перьев для выстилки гнезда. Судя до литературным данным, ни то, ни другое не характерно для «настоящих» серебристых чаек. Что касается таких признаков, как средняя величина кладки, размеры яиц и масса птенцов, то они подвержены значительной географической и временной изменчивости как у серебристых чаек, так и у хохотуний и в этом смысле пока что не могут быть использованы для суждений о степени дивергенции этих двух групп «больших белоголовых чаек».

2. Сигнальное поведение и коммуникация в период гнездования[5]

Хотя голарктическая группа «больших белоголовых чаек» уже более полувека вызывает повышенный интерес орнитологов-эволюционистов, поведение ее представите-

[5] Е.Н. Панов, В.И. Грабовский, Л.Ю. Зыкова. Зоол. журн. 1991. 70(1): 76-90.

лей изучено совершенно недостаточно. Между тем очевидно, что без детальных сравнительно-этологических данных невозможно восстановить ход процессов видообразования, в частности, пути возникновения этологической изоляции со всеми вытекающими последствиями (становление симпатрии, динамика ареалов и т.д.). Не удивительно поэтому, что до сих пор открытым остается вопрос о справедливости гипотезы «кольцевых ареалов», выдвинутой на примере интересующей нас группы несколько десятилетий тому назад (Stegmann, 1934; Тимофеев-Ресовский, Штреземанн, 1959).

Довольно поверхностно изучено даже поведение наиболее широко распространенного «центрального» члена группы – серебристой чайки *Lams argentatus.* Обширные сведения, приведенные в пионерской работе Тинбергена (Tinbergen, 1953; перевод: Тинберген, 1974), в дальнейшем почти не были пополнены и в настоящее время не могут служить надежной основой для адекватных этологических сопоставлений данного вида с другими членами комплекса. Отсюда проистекают дополнительные трудности в выявлении эко-этологической специфики этих последних, к числу которых принадлежит и хохотунья *L. cachinnans* Pall. Отсутствие детализированных данных по поведению этой формы, вкупе с неполнотой этологических описаний номинативной *L. argentatus,* приводит к тиражированию ошибочной точки зрения, согласно которой хохотунья оказывается включенной (в качестве подвида или группы подвидов) в состав «большого» вида *L. argentatus* (см., например, Степанян, 1975; Cramp, Simmons, 1983; Юдин, Фирсова, 1978). Этой точке зрения противоречит факт эффективной репродуктивной изоляции серебристой чайки и хохотуньи в зонах их вторичного контакта (Marion et al., 1985) и различия в поведении названных форм, обеспечивающие, по всей видимости, изоляцию между ними .

Задача настоящего сообщения состоит в том, чтобы дать общую схему коммуникативного поведения среднеазиатской формы хохотуньи *L. c. cachinnans.* До сих пор в этом направлении не было предпринято никаких попыток. В литературе содержатся лишь сведения о вокализации европейской формы *L. c. mihahellis,* к тому же далеко не полные (Teyssedre, 1984)[6].

Проведенный анализ сигнальных репертуаров и коммуникативного поведения хохотуньи преследовал две основные цели. Одна из них состояла в том, чтобы дать материал для адекватных межвидовых сопоставлений, что необходимо для понимания филогенетических и таксономических связей внутри комплекса настоящих белоголовых чаек (основные материалы такого плана будут приведены в сообщении 3). Вторая наша цель – разработка универсальной, логически непротиворечивой и удобной в работе модели описания поведения чаек. Поэтому в настоящем сообщении мы уделили специальное внимание вопросам методологии этологических описаний.

Материал и методика

В основу работы положены материалы, полученные на протяжении 4 полевых сезонов: в 1978 г. на оз. Тенгиз (Казахстан), в 1980 г. на островах залива Кара-Богаз-Гол, в 1984 и 1987 гг. на о-ве Огурчинский (юго-восточный Каспий). Общее время систематических наблюдений составляет 122 *ч* (12 *ч* на стадии клуба, 74 *ч* – на стадии насиживания, 36 *ч* – на стадии выводков и распада гнездовых поселений). Наблюдения проводи-

---

[6] С момента написания этой статьи имел место существенный прогресс в понимании систематики больших белоголовых чаек. Во первых, показана ошибочность представлений об их «кольцевом ареале» (Liebers et al., 2004). Во-вторых, в соответствии с последними данными, в работе Marion et al. (1985) речь идет о репродуктивной изоляции чаек *Larus argentatus argenteus* и *L. atlantis* (которая, как и *L. michahellis*, отделена от *L. cachinnans* в качестве самостоятельного вида – см. сноску 2). Что касается взаимоотношений между *L. cachinnans* и *L. argentatus*, то здесь позже была обнаружена обширная зона интерградации (Панов, Монзиков, 1999: см. статью в данном сборнике).

ли из засидки (44 *ч*) или с большого расстояния в бинокль с 12-кратным увеличением и фиксировали на диктофон. Анализ моторики поведения осуществляли на основе фотокадров, полученных из засидки с применением телеобъектива МТО-500. Звукозапись производили на портативные магнитофоны фирм Sony и Phillips.

Отображение структуры сигнального поведения и коммуникации «больших белоголовых чаек» в описаниях разного типа

Поскольку структура объекта фиксируется в его описании, выбор адекватного способа описания имеет решающее значение. Все многочисленные описания сигнального поведения чаек распадаются на две категории. К первой из них относятся описания в традициях классической этологии, которые можно назвать «отбором самых характерных кинокадров»: внимание фиксируется на тех наиболее «броских» (и кажущихся устойчивыми стереотипами) элементах структуры, которые характеризуются максимальной повторяемостью в протоколах наблюдений. В рамках этой схемы видоспецифическое сигнальное поведение описывается набором таких «главных демонстраций» (Moynihan, 1970), как «долгий крик», «мяукающий крик», «кашляние» и т.д. (см., например, Тинберген, 1974; Литвиненко, 1980; рис. 4). Лаконизм этих «покадровых» описаний имеет своей оборотной стороной их неполноту и, главное, элементарность, не позволяющую отразить целостность и системность поведения. Вместе с тем подобный способ описания наиболее удобен для межвидовых сопоставлений (см. раздел «Видоспецифичность коммуникативных сигналов»).

Ко второй категории описаний относятся такие, которые подчиняются принципу «описывай все, что видишь» (Purton, 1978). В отличие от описаний первого типа они весьма громоздки, но при этом столь же неполны – теперь уже из-за своей бессистемности. Отсутствие продуманного алгоритма организации и интерпретации данных приводит к тому, что читатель не в состоянии отделить существенные моменты от второстепенных и случайных. Примеры такого рода описаний, комбинированных с описаниями первого типа, можно найти в сводке «Птицы западной Палеарктики» (Cramp, Simmons, 1983).

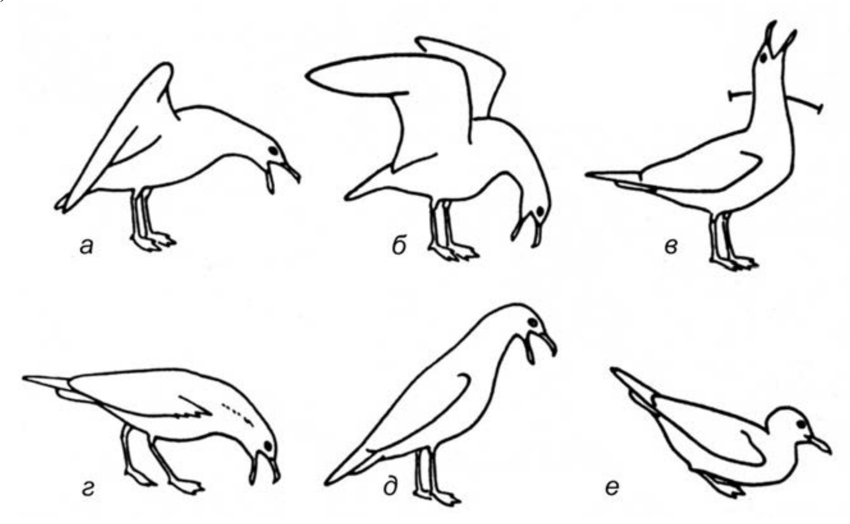


Рис. 4. Элементы континуума поз хохотуньи, соответствующие традиционно выделяемым у чаек «главным демонстрациям»: *а, б, в* – первая, вторая и третья фазы долгого крика; *г, д* – два варианта позы мяукающего крика; *е* – поза кашляния.

Альтернативой этим двум способам описания является третий, построенный на комбинаторном принципе и тем самым дающий возможность эффективного «свертывания информации» (см. Панов, 1978, 1983). Достоинство этого способа состоит в том, что информация, по тем или иным причинам опущенная в данном конкретном описании, не теряется и в любой момент может быть восстановлена на основе эксплицитной (явным образом сформулированной) схемы организации данных. Таким образом, фигурально выражаясь, внешне неполное описание в действительности является полным, хотя и сокращенным ради лаконизма.

Согласно предлагаемым принципам, поведение организовано иерархически, так что структурные единицы каждого вышележащего уровня организации выводятся через комбинаторику единиц нижележащего уровня. Например, если говорить о конфигурации поз, которые наблюдаются в коммуникативном процессе у чаек, то они могут быть описаныч с достаточной полнотой через набор из пяти переменных. Это: 1) положение туловища относительно горизонтали, 2) положение шеи относительно туловища, 3) степень вытянутости шеи, 4) положение головы относительно горизонтали и 5) положение крыльев относительно туловища (рис. 5). Каждой из этих переменных можно приписывать несколько состояний, которые наблюдатель способен надежно распознавать. В этом смысле желательно, чтобы таких состояний было не более 3-5 (рис. 5). Например, шея может быть «нормальной» длины, сильно вытянута, либо втянута в плечи. Кроме того,

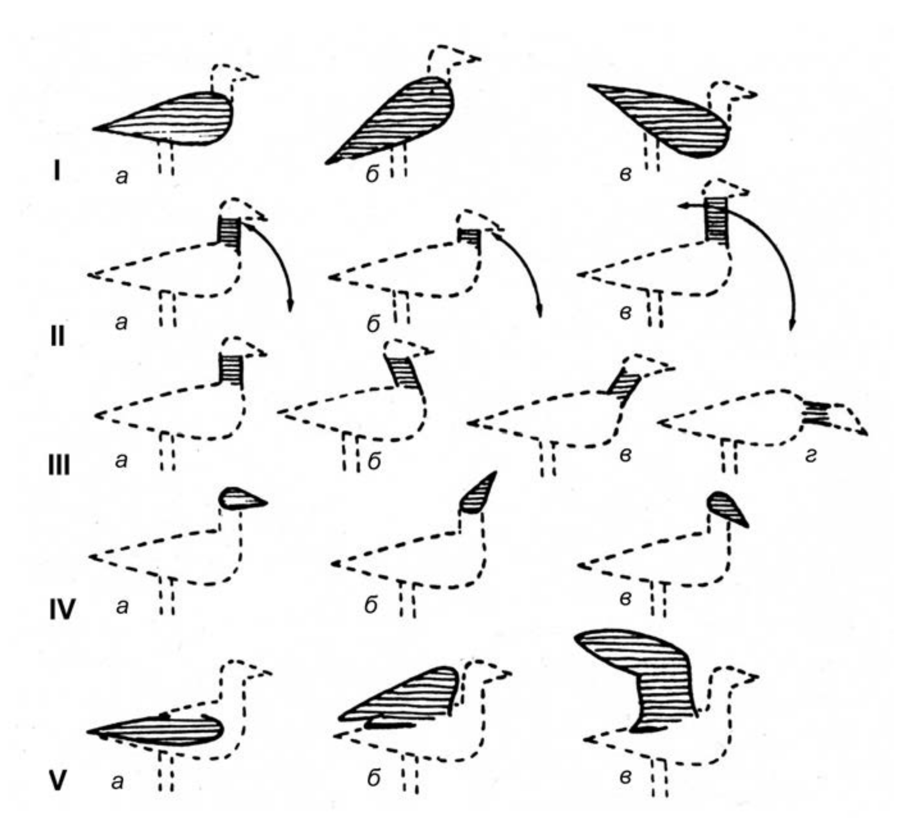


Рис. 5. Пространство возможностей, определяющее конфигурацию поз у больших белоголовых чаек. Свободное комбинирование элементов, заштрихованных на схеме, дает множество поз, континуально связанных друг с другом. Стрелки в строке *II* показывают спектр возможных положений шеи относительно туловища (пояснения в тексте).

она может иметь вертикальное положение, быть откинутой назад, направленной под углом вперед или вперед и вниз. Комбинируя разные состояния названных пяти переменных, мы в идеале получаем 216 разных «поз». Реально их число несколько меньше, поскольку некоторые комбинации запрещены (например: туловище грудью вниз – шея вытянута под углом вперед – голова опущена клювом вниз).

Так или иначе, мы имеем никак не менее 150 «поз», полное перечисление которых было бы совершенно излишним. Реально же структурных единиц этого уровня организации поведения много больше, ибо нас должна интересовать не только конфигурация позы, но и положение демонстрирующей особи относительно субстрата (например, «поза долгого крика» может иметь место в полете, у стоящей птицы и у сидящей на гнезде). Другая важная переменная – это характер локомоции у особи, принявшей ту или иную позу. С учетом только этих двух дополнительных переменных (положение птицы относительно субстрата и характер локомоции) общее их число возрастает до семи, а количество возможных комбинаций – на 2–3 десятка. Опять же все эти варианты в рамках нашей задачи не требуют перечисления. Однако об их существовании и многообразии необходимо все время помнить, ибо континуально меняющиеся поведенческие конструкции составляют основу потока поведения, в который лишь эпизодически вкраплены бросающиеся в глаза «главные демонстрации».

Все, о чем шла речь до сих пор, относится, строго говоря, к сфере индивидуального поведения, которое мы рассматриваем как генератор физических сигналов (оптических и акустических). Они приобретают значение коммуникативных сигналов лишь в присутствии других особей, т.е. в ходе взаимодействий. При рассмотрении взаимодействий оказывается необходимым привлечь ряд новых переменных. Назовем здесь только три: 1) ориентация коммуникантов друг относительно друга; 2) степень единообразия и синхронности их действий; 3) длительность взаимодействия. Широкая вариабельность в пределах каждой из названных переменных вкупе с разнообразием индивидуального поведения коммуникантов (их «поз» и акустических сигналов) выливается в поистине необъятное количество реальных ситуаций.

В соответствии со сказанным выше каждая такая ситуация описывается с использованием как минимум 17 «признаков» (при парном взаимодействии 7 х 2 для «индивидуального» поведения коммуникантов плюс 3 для характеристики взаимодействия). При этом сходство между двумя конкретными ситуациями-взаимодействиями может варьировать в широких пределах. В одних случаях общим для них оказывается всего лишь один признак, в других – абсолютное их большинство.

Особенности коммуникативных процессов на разных стадиях репродуктивного цикла

В традициях классической этологии описание видового поведения чаще всего представляет собой аннотированные перечни отдельных демонстраций (см., например, Beer, 1975; Литвиненко, 1980). Другой распространенный способ описания основан на выделении и последовательном анализе разных типов активностей (поведение территориальное, брачное, гнездостроительное и т.д. – см., например, Тинберген, 1974; поведение антагонистическое и гетеросексуальное – Cramp, Simmons, 1983). Оба эти типа описаний неизбежно оказываются вневременными, ибо формы поведения, помещаемые под отдельными рубриками, в действительности сплошь и рядом воспроизводятся животными в единых поведенческих последовательностях. Например, процесс формирования пар зачастую насыщен антагонистическими актами, он может быть организован в рамках территориального поведения и у многих видов несет в себе элементы гнездостроительного поведения. В традиционных описаниях эти органически взаимо-

связанные компоненты единого процесса совершенно искусственно отрываются друг от друга.

Мы сочли более продуктивным рассматривать сигнальное поведение исследуемого вида в канве реального времени, т.е. по ходу репродуктивного цикла, выделяя в нем естественно следующие друг за другом стадии с собственной спецификой сигнализации и коммуникации. Цель такого описания состоит в выявлении внутренней логики развития коммуникативных процессов. При этом удается хотя бы частично избежать упрощенных функциональных интерпретаций, изначально навязываемых описанию искусственными априорными классификациями.

Период гнездования хохотуний удобно расчленить на пять последовательных стадий: 1) формирование внутрипопуляционной структуры, обеспечивающей возможность размножения; 2) гнездостроение и яйцекладка; 3) насиживание; 4) существование дема в форме комплекса мобильных семейных групп (выводков); 5) диссоциация гнездового поселения.

Преобразования коммуникативного поведения при смене стадий определяются множеством факторов физиологического, этологического и экологического порядка. Ради удобства их все можно свести к двум следующим категориям: 1) направленные изменения индивидуального поведения (за счет гормональных сдвигов и смены мотивационных состояний), влекущие за собой модификации репертуаров сигнальных средств; 2) преобразования в структуре социального поведения, приводящие к изменениям пространственно-временной организации коммуникативного процесса.

Ниже мы попытаемся показать, что специфика коммуникативного поведения хохотуний на каждой данной стадии в наименьшей степени определяется особенностями сигнализации как таковой (позы, звуки, характер их использования в парных взаимодействиях). В наибольшей степени эта специфика определяется пространственно-временными характеристиками коммуникативного процесса (количество и качество связей между членами дема, стабильность центров социальной активности, степень мобильности особей и т.д.).

Стадия формирования размножающихся демов. На островах Каспийского моря эта стадия приурочена к концу марта – первой декаде апреля. Популяция существует в виде открытых группировок (стай) непостоянного состава, которые значительную часть времени проводят в море, а в дневные часы перемещаются на открытые песчаные пляжи. Здесь формируются временные клубы, в которых число чаек нарастает к середине дня и вновь уменьшается в вечерние часы. Так, на о-ве Огурчинский 9.IV 1987 г. при температуре воздуха 17° на находившемся под наблюдением участке пляжа первые несколько птиц появились в 13.30. В 14.20 здесь было 60 особей, а в 21.10 осталось только пять чаек (температура 11°). На следующий день в 8.30 утра (при температуре 10°) в клубе находилось примерно 70 особей, с 10.30 до 14.15 – около 50 птиц. К вечеру все хохотуньи покинули пляж. В общем можно сказать, что хотя в этот период некоторые участки пляжа наиболее предпочитаемы чайками, время появления здесь птиц и формирования дневного клуба трудно предсказуемо – так же как и число особей, готовых посетить клуб.

Перед началом очередного формирования клуба стая зачастую держится на воде в виду берега. Затем птицы начинают постепенно перелетать на пляж, некоторые вновь возвращаются в сидящую на воде стаю, другие вообще покидают окрестности клуба. Нередко стая перемещается над островом компактной группой, в которой все ее члены довольно синхронно описывают широкие круги по часовой стрелке или против нее, медленно смещаясь в том или ином направлении.

Где бы ни находилась стая – в воздухе, на воде или на пляже, в ней явно преобладают антагонистические тенденции. Это проявляется в большом количестве неспровоциро-

ванных нападений птиц на своих соседей. Нападения часто следуют друг за другом по типу цепной реакции: особь А коротко атакует особь Б, та, в свою очередь, – особь В и т.д. В клубе численностью около 50 особей, в период между 10.30 и 11.30 (10.IV 1987) число таких атак варьировало от 36 до 45 за 5 *мин* (0.14–0.18 стычек на особь/мин). Другой характерной особенностью поведения хохотуний в стаях является в это время обилие демонстраций «долгий крик». На протяжении 3 *ч* (с 11.55 до 14.50 того же дня) мы насчитали в этом клубе 76 долгих криков, причем подсчет наверняка был неполным. Эти наблюдения подтверждают мысль, что долгий крик, будучи проявлением общего неспецифического возбуждения, с максимальной частотой проявляется в канве агонистического поведения (Панов, Зыкова, 1981). Следует специально подчеркнуть, что долгий крик наряду с неспровоцированными атаками является постоянной формой поведения особей, находящихся не только в клубах, но также в перемещающихся кругами стаях и в группах, пребывающих на воде.

Во время пребывания в клубе поведение особей амбивалентно: антагонизм, обеспечивающий сохранение индивидуальных дистанций, находится в явном противоречии со стремлением многих особей вступить в позитивный контакт с другими членами клуба. В результате формируются временные альянсы из двух особей. Эти альянсы или быстро распадаются, или со временем перерастают в постоянные брачные пары. Обилие чаек в клубе и общая обстановка неупорядоченности отношений между ними (постоянные перемещения птиц, происходящие по их собственному почину и в результате нападений со стороны соседей) не позволяют проследить персональную историю того или иного альянса. Однако есть возможность на основе многих наблюдений сконструировать идеализированную схему формирования брачных пар и развития отношений между будущими половыми партнерами (рис. 6).

Вероятно, первым шагом в образовании пары (постоянной или временной) является взаимодействие «парный проход». В сокращенном виде он показан на рис. 6 в позициях 1 *а, б.* Исходное состояние – идентичность поз обоих партнеров, причем конфигурация этих поз (напряженно-вытянутая шея – комбинация *IIв* – *IIIа* – см. рис. 5) обус-

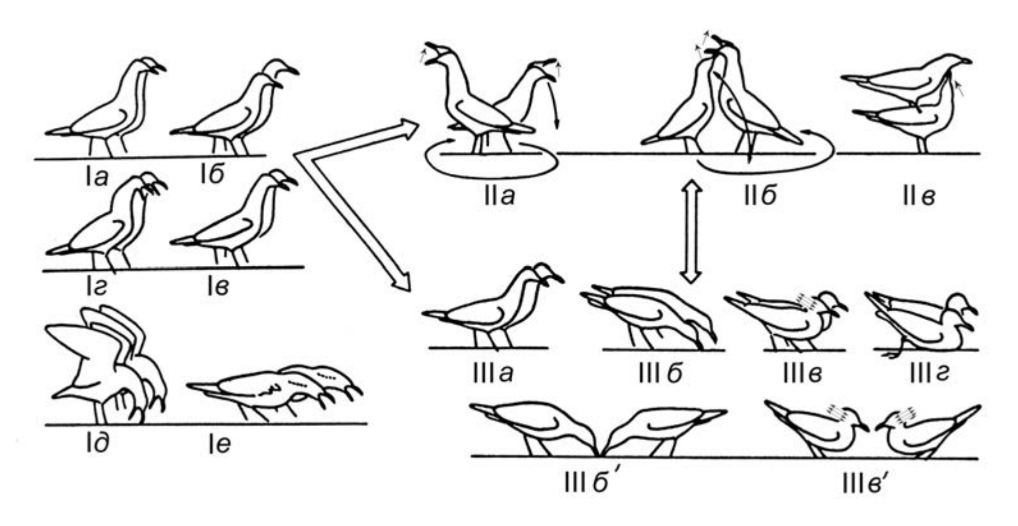


Рис. 6. Идеализированные последовательности коммуникативного поведения хохотуньи на стадии клуба. Схема иллюстрирует начальные стадии формирования полового (*II а – в*) и гнездостроительного (*III а – г*) поведения из недифференцированных форм социальной активности (*I а – е*) (пояснения в тексте).

ловлена общим состоянием социальной напряженности в клубе. Эти позы воплощают в себе напряженное внимание (ориентировочная реакция) и готовность атаковать либо отразить атаку, которая может последовать отовсюду, в том числе со стороны избранного партнера по альянсу. И действительно, при описываемых парных проходах подчас имеют место короткие вспышки антагонизма – угрожающие выпады одного из участников взаимодействия в сторону другого. За счет этого отношения могут прерываться уже на этом начальном этапе. Если же парный проход не влечет за собой обострения отношений, вскоре могут появиться первые признаки асимметрии в поведении партнеров, указывающей наблюдателю на половую принадлежность взаимодействующих особей. Имеется в виду, что у самки шея становится менее вытянутой (рис. 6 *Iб,* самка на переднем плане).

Выше мы подчеркнули, что последовательность событий *Iа – Iб* иллюстрирует как бы начальный и конечный моменты этого первого этапа взаимоотношений. Реально между ними может иметь место множество других событий, например, изображенных в позициях *Iв, г* и *Iд, е.* Более того, события *Iв, д, е* нередко предшествуют событиям *Iа, б.* Иными словами, варианты парного прохода чрезвычайно разнообразны, так что перечислять их все нет ни возможности, ни необходимости. Как мы полагаем, коммуникативную нагрузку в данном случае несет общая схема взаимодействия (взаимная ориентация партнеров, их параллельное движение, возможно, синхронность выполнения тех или иных актов). Сами же эти акты (такие, как долгий крик – *Iд* или мяукающий крик – *Iе*) в силу своей универсальности (см. ниже) никак не определяют специфику данного типа взаимодействий и, вероятно, могут рассматриваться как некий информационный шум в системе коммуникации.

Если зародившийся альянс сохраняется, дальнейшее развитие событий ведет к появлению зачаточных форм собственно полового (копуляция) и гнездостроительного поведения. В реальных поведенческих последовательностях акты, относимые нами к тому или иному из этих двух функциональных комплексов, могут чередоваться в самых разных сочетаниях. Однако в схематизированном виде их удобно представить в виде двух линий развития *(IIа – IIв* и *IIIа – IIIг).* В реальном времени элементы из комплекса *IIа – IIв* с большей плотностью распределены на начальном этапе существования клуба, а элементы из комплекса *IIIа – IIIг* – наоборот, на конечном этапе. Это нетрудно объяснить тем, что копуляция не требует никаких дополнительных условий, кроме присутствия сексуально активных самца и самки, тогда как гнездостроительное поведение может быть адекватно реализовано лишь в точке локализации гнезда, которая пока еще не выбрана членами пары.

Это последнее обстоятельство начинает воздействовать на поведение членов формирующейся пары уже на самых первых этапах их совместного пребывания в клубе. Об этом легко судить по тому факту, что те «пары», члены которых ведут себя достаточно согласованно, имеют тенденцию медленно перемешаться с пляжа в сторону береговых дюн, где в дальнейшем будут располагаться гнезда хохотуний. За счет таких пар клуб со временем приобретает нечто вроде направленного амебоидного движения: в сторону дюн распространяются вытягивающиеся и вновь сокращающиеся «псевдоподии», состоящие из пар, тяготеющих к дюнам, но вновь вовлекаемые в «тело амебы», где плотность чаек все время остается максимально высокой.

Присутствие множества возбужденных, конфликтующих друг с другом особей вне всякого сомнения затрудняет развитие отношений между членами недавно сформировавшейся пары. И самец и самка время от времени покидают своего партнера, вступая в короткие конфликты с соседями. Это, вероятно, стимулирует также короткие вспышки антагонизма внутри пары: элементы открытой агрессии (обычно со стороны самца) можно наблюдать даже в тех последовательностях поведения, которые непосредствен-

но ведут к копуляции (например, в ситуациях, изображенных на рис. 6, *IIа, б),* и даже непосредственно во время садок, когда самец клюет находящуюся под ним самку. И тем не менее, пара до поры до времени не в состоянии преодолеть «притяжение толпы» и приступить к выбору гнездового участка в стороне от клуба.

Лишь в тот момент, когда оба члена пары готовы к тому, чтобы одновременно перелетать на дюны (а не только идти туда пешком), для них открывается перспектива выбора гнездового участка, его освоения, сооружения гнезда. Такие перелеты из клуба в дюны сначала немногих пар стимулируют аналогичное поведение у позже сформировавшихся пар. С началом лавинообразного увеличения числа этих перелетов клуб начинает деградировать, он как бы перемещается с пляжа на дюны, но при этом становится гораздо более разреженным. Этот момент знаменует собой переход от «стадии клуба» ко второй стадии – гнездостроения и яйцекладки.

Но прежде чем перейти к рассмотрению этой второй стадии репродуктивного цикла, необходимо дать некоторые дополнительные комментарии к рис. 6. Прежде всего следует указать на присутствие целого ряда поведенческих элементов, общих для изображенных здесь трех функциональных комплексов: «церемония знакомства» (*Iа – е*), прекопуляторного поведения (*IIа, б*) и «предгнездостроительного» поведения (*IIIа – г*). Это вздергивания головы, глубокие поклоны (правильное чередование тех и других определяет поведение самки в ситуациях *IIа, б* и обоих партнеров в ситуации *IIIа, б*), и прикосновения клювом к субстрату. Все эти поведенческие акты, как мы увидим ниже, входят во многие другие функциональные комплексы, реализуемые на более поздних стадиях репродуктивного цикла.

Второй важный момент касается происхождения и природы «позы кашляния» (*IIIв, в'*), которая, как выясняется, есть не что иное, как переходная стадия между зачаточным (*IIIа, б*) и собственно гнездостроительным поведением. От первого в этой позе сохраняются направленные к земле движения клюва (судорожное смещенное клевание, обозначенное на рисунке тремя параллельными стрелками), от второго в нее привнесены копательные движения лап (*IIIг*), появляющиеся на самых поздних этапах «стадии клуба».

В итоге можно сказать, что уже на самой первой стадии репродуктивного цикла в поведении хохотуний присутствует почти полный репертуар «коммуникативных сигналов», причем все они выполняют одну единственную функцию консолидации пары. Действительно, все прочие функции, которые в принципе могут обсуждаться применительно к более поздним стадиям репродуктивного цикла, на «стадии клуба» попросту отсутствуют (например, территориальное поведение, выбор места для гнезда, коммуникативная связь между родителями и птенцами). Все сказанное может служить важным аргументом в пользу представлений о высокой степени информационной вырожденности так называемых «коммуникативных сигналов» у птиц.

Стадия гнездостроения и яйцекладки совпадает во времени с формированием гнездового поселения. Переход от существования чаек в стаях и клубах к освоению гнездовых биотопов связан, вопреки ожиданиям, с резким снижением числа и интенсивности агонистических взаимодействий. Судя по нашим наблюдениям, выраженное территориальное поведение у хохотуний почти полностью отсутствует как на этой стадии, так и на всех последующих (Зыкова, Панов, 1983). Иными словами, в данном случае образование брачных пар и распределение гнездовых участков происходит фактически вне воздействия каких-либо форм территориального поведения. Этот вывод находится в противоречии с имеющимися данными по социальному поведению серебристой чайки *L. argentatus.*

В ходе рассматриваемой стадии происходит дальнейшее развитие функциональных комплексов полового (рис. 6, *IIа – г*) и гнездостроительного поведения (рис. 6, *IIIа*

– *г*), которые теперь в полной мере обеспечивают свои целевые функции. Хотя структурно эти два комплекса имеют много общих элементов, развиваются они относительно независимо. Комплекс полового поведения развивается опережающими темпами: начало перехода от «пустых» садок к садкам с истинным коитусом имеет место уже на конечных этапах «клубной стадии». Гнездостроительное поведение приобретает свои законченные формы лишь после смещения центров активности из клуба в гнездовые угодья, а затем продолжает активно осуществляться на протяжении всего периода насиживания – вплоть до времени вылупления птенцов (см. ниже).

В результате у хохотуний гнездостроение и яйцекладка осуществляются в общем независимо друг от друга. У тех пар, у которых развитие комплекса полового поведения (копуляции) сильно опережает развитие гнездостроительного поведения, яйца откладываются в ямку, вырытую в грунте, а гнездо сооружается позже – сначала в виде кольцевого валика из строительного материала. Со временем, уже в ходе насиживания, количество приносимого строительного материала увеличивается (см. ниже), и, манипулируя им, насиживающие птицы перемещают его с края гнезда в лоток, так что яйца оказываются лежащими уже не на песке, а на гнездовой подстилке.

Коммуникативное поведение на стадии гнездостроения и яйцекладки сохраняет очень много общего с тем, что мы наблюдали на «стадии клуба». При выборе парой места для гнезда типичны парные проходы в разных позах (см., например, рис. 6, *Iв, е, IIIа – г).* Обогащение новыми элементами в общем не столь уж велико. Комплекс полового поведения дивергирует таким образом, что ситуация, изображенная на рис. 6 в позициях *IIа,* может развиваться в двух направлениях, приводя либо к копуляции, либо к кормлению самцом самки. В первом случае за садкой (рис. 6, *IIв)* следует коитус, сопровождающийся специфической вокализацией (которая не типична для стадии клуба). Во втором случае самец вместо того, чтобы сделать садку, отрыгивает рыбу, поедаемую затем самкой.

Комплекс гнездостроительного поведения обогащается реакцией выкапывания гнездовой ямки. Эта реакция развивается из зачаточных движений копания в «позе кашляния». Взаимодействия партнеров в первый момент сооружения гнезда сводятся к парному проходу, который заканчивается тем, что одна из птиц ложится на грудь и начинает отгребать из-под себя песок лапами. Помимо тех вариантов парных проходов, которые изображены на рис. 6, на интересующей нас стадии очень характерными становятся проходы с опущенным книзу клювом (см. рис. 7*б*). При этом имеет место разнообразная вокализация (типа «квохтания», «стонущего крика» и т.д. – см. ниже и раздел «Видоспецифичность коммуникативных сигналов»).

Стадия насиживания. Как и у прочих чайковых, у хохотуньи насиживают кладку оба члена пары. Время пребывания на гнезде обычно составляет несколько часов, после чего происходит очередная смена партнеров. Особь, свободная от насиживания, может значительную часть времени проводить в гнездовом поселении. При этом она сравнительно редко находится непосредственно около своего гнезда и, таким образом, в принципе имеет мало возможностей для охраны гнездового участка. Отсюда редкость территориальных конфликтов у хохотуньи (Зыкова, Панов, 1983). Немногочисленные случаи антагонизма имеют место в основном лишь тогда, когда чужак приближается к насиживающей чайке (рис. 7*ж*). В этих случаях последняя, как правило, не покидая гнезда, делает выпады открытым клювом (jabbing – рис. 7*з*) в сторону чужака, но иногда сходит с гнезда и прогоняет пришельца.

Чаще других присутствуют в гнездовом поселении свободные от насиживания партнеры тех пар, у которых на стадии инкубации идет интенсивное достраивание гнезда. Не занятая насиживанием особь курсирует между прибойной полосой, где собирает водо-

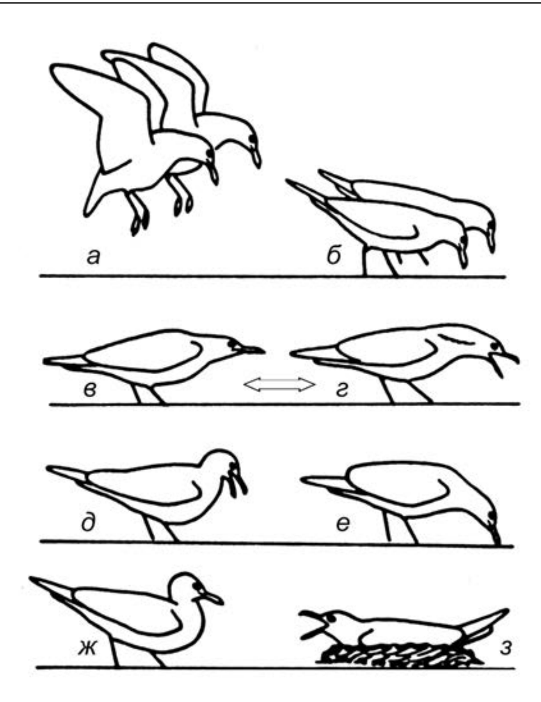


Рис. 7. Некоторые звенья поведенческого континуума, характерные для хохотуний на стадиях гнездостроения и насиживания: *а, б* – совместный прилет половых партнеров на избранный для гнездостроения участок и парный проход при выборе места для гнезда; *в, г* – плавно переходящие одна в другую поза мяукающего крика и «плоская» поза (при подходе свободного от насиживания партнера к гнезду); *д, е* – позы птицы, готовой сменить насиживающего партнера, воспроизводимые в сопровождении звонких (*д*) и глухих (*е*) «контактных» позывок; *ж, з* – поза чайки, подходящей к чужому гнезду, и агрессивная реакция на нее (выпады раскрытым клювом) насиживающей птицы.

росли, и гнездом. Она приносит строительный материал и кладет его рядом с гнездом, после чего наседка подтягивает водоросли к себе и помещает их на край гнезда. Эпизоды доставки строительного материала обычно объединены в более или менее плотные серии (с интервалами между отдельными эпизодами от 1 до 10 *мин*). После нескольких таких эпизодов следует пауза длительностью порядка 20–30 мин. Если строительный материал доставляется с расстояния в несколько десятков метров, он транспортируется в полете. Перед посадкой и в момент приземления чайка, несущая строительный материал, почти неизменно издает мяукающий крик. Она садится метрах в 10 от гнезда и дальше движется пешком, опустив клюв к земле (рис. 7 *б–г*). При этом мяукающий крик становится более коротким, а затем переходит в секвенции других вокальных сигналов («квохтание», «короткое завывание», «стонущий крик» – см. раздел 3 «Видоспецифичность коммуникативных сигналов»). Птица, доставляющая строительный материал, может сменить наседку на гнезде, но это бывает крайне редко. Иногда самец и самка, приносящие строительный материал, в течение короткого времени сменяют друг друга на гнезде.

У насиживающей птицы, помимо тех форм поведения, которые обеспечивают процесс инкубации (например, перемещения наседки, влекущие за собой изменения положения яиц; перекладывание строительного материала и т.д.), наблюдаются многие другие. Наиболее типична спонтанная вокализация. Чаще всего это серии коротких хриплых звуков (нечто вроде «кек… кек… кек…» и «кох… кох… кох» в различных вариациях – см. раздел 3), которые, как правило, приурочены к периодам повышения двига-

тельной активности наседки (короткие привставания; манипуляции со строительным материалом; судорожные движения лап, как при копании). Изредка она воспроизводит демонстрацию долгий крик – спонтанно либо в ответ на долгий крик пролетающих чаек или своего партнера.

Парные взаимодействия самца и самки непосредственно около гнезда чрезвычайно вариабельны, причем в эти моменты можно наблюдать фрагменты практически всех форм поведения, характерных для более ранних стадий гнездового цикла (таких, как парные проходы, обходы партнера, предкопуляционные демонстрации, кормление самцом самки, кашляние и т.д.; см. также рис. 7*г – е*). Вокализация птиц, взаимодействующих у гнезда, также достаточно разнообразна. Это гетеротипические серии звуковых сигналов, обычно представляющие собой все переходы (через промежуточные варианты) между мяукающим криком, сигналом, сопровождающим выпрашивание самкой корма, «квохтанием» и разными вариантами стонущего крика (см. раздел 3). Вокализация партнеров в эти моменты носит характер своеобразных неорганизованных дуэтов.

Схема и исход взаимодействий в большинстве случаев непредсказуемы. Мы проанализировали 75 взаимодействий партнеров около гнезда в момент приближения к нему особи, дотоле свободной от насиживания. В 9 случаях наседка сошла с гнезда до того, как партнер подошел к ней, в 27 случаях уступила место подошедшему партнеру (дважды он был со строительным материалом) и в 29 случаях смены не произошло (из них в 12 эпизодах партнер подходил со строительным материалом).

Одни и те же сигнальные средства используются при взаимодействиях у гнезда как «сменяющей», так и «сменяемой» птицей (независимо от того, произойдет смена или нет), хотя и с разной частотой. Чаще других наблюдаются вздергивания головы (в 14 эпизодах у сменяющей, в 6 – у сменяемой, в том числе в двух эпизодах – и у той и у другой) и мяукающий крик (12 и 2 эпизода соответственно). Долгий крик наблюдается сравнительно редко (4 и 4 эпизода). Кашляние отмечено только у сменяющей птицы (9 эпизодов, из них в 5 наседка не уступила своего места). За 33 ч наблюдений отмечено лишь одно кормление, причем кормила партнера не сменяющая, а сменяемая особь (самец, уступивший после этого место прилетевшей самке).

Все сказанное приводит к выводу, что какой-либо стереотипный «ритуал» смены на гнезде у хохотуний отсутствует. Коммуникативное поведение на стадии насиживания выглядит как конгломерат фрагментов, «заимствованных» из ансамблей полового, гнездостроительного и ювенильного поведения.

Стадия выводков. Социальная организация гнездового поселения хохотуний на этой стадии описана в сообщении 1. Речь шла о поселениях, локализованных в кустарниковых биотопах с избыточным количеством убежищ. В таких местообитаниях птенцы первые 3-4 дня после вылупления держатся компактной группой в гнезде или непосредственно рядом с ним, а затем обретают индивидуальные убежища, оставаясь на гнездовом участке еще около 10 дней. Оба родителя в это время кормят птенцов и в какой-то мере регулируют их перемещения по гнездовому участку. Позже начинается эмиграция семей из гнездового поселения на берег моря.

В гнездовых поселениях, расположенных на песчаных дюнах и пляжах, а также в других местах, лишенных кустарниковой растительности, из-за дефицита укрытий птенцы менее привязаны к гнездовому участку. Здесь семьи переходят к мобильному существованию в более ранние сроки. При беспокойстве птенцы из разных выводков могут объединяться в группы непостоянного состава, что приводит к дезорганизации семейных отношений (Панов, Зыкова, 1981). Иными словами, в такого рода местообитаниях стадия выводков довольно быстро переходит в следующую стадию распада гнездового поселения.

Специфика коммуникации на стадии выводков определяется тем обстоятельством, что члены пары теперь ориентированы не на фиксированное в пространстве гнездо, а на подвижных птенцов, которые могут перемещаться как по собственному почину, так и по инициативе родителей (например, при их попытках объединить птенцов, пребывающих в своих индивидуальных укрытиях). Подвижность птенцов во многом способствует снижению общей предсказуемости обстановки, что ведет к росту нервозности родителей и к учащению агонистических контактов на этой стадии. Птенцы, находящиеся вне укрытий, привлекают к себе внимание посторонних взрослых птиц. Часть из них, потерявших собственные кладки или выводки, стремятся реализовать свои родительские мотивации; другие склонны к хищничеству и каннибализму (Панов, Зыкова, 1981). Родители стремятся держать таких посторонних особей на расстоянии от своих птенцов, что в условиях открытого ландшафта ведет к формированию подвижных территорий вокруг перемещающихся выводков. Таким образом, на этой стадии территориальное поведение и агонистические отношения выражены в максимальной степени. Ростом агрессивности объясняются, возможно, и типичные для этого периода пикирования чаек на наблюдателя.

Повышение общей социальной напряженности проявляется, в частности, в увеличении частоты использования демонстрации долгий крик. Он служит теперь обычным элементом поведения, сопровождающего встречу половых партнеров после их временного разъединения (например, при возвращении одной из птиц с охоты). Высокая частота агонистических контактов и демонстраций долгого крика (Панов, Зыкова, 1981) роднит общую картину поведения с тем, что мы наблюдали на стадии клуба.

Репертуар сигнальных средств, используемых во взаимоотношениях между членами пары, так же как и характер парных взаимодействий между ними, мало чем отличаются от соответствующих показателей предыдущих стадий. Это особенно видно в ситуациях смены на гнезде при недавно вылупившихся птенцах, поскольку события здесь вполне укладываются в описание, предложенное выше для стадии насиживания.

Основным средством управления движением птенцов служит для родителей демонстрация мяукающий крик. Взрослая птица движется с опущенным книзу клювом, время от времени издавая соответствующий вокальный сигнал и поворачивая голову назад, чтобы она находилась непосредственно перед идущими сзади птенцами. Поза чайки в этот момент практически неотличима от позы в момент отрыгивания пищевого комка, предназначенного для полового партнера или для птенцов. Когда птенцов ведут оба родителя, они движутся параллельно, воспроизводя более или менее синхронно демонстрации мяукающего крика, а птенцы в это время находятся между взрослыми птицами и чуть позади них (налицо близкая аналогия с парным проходом в позах мяукающего крика на стадиях клуба и гнездостроения). Поза мяукающего крика связана гаммой непрерывных переходов с другой, при которой птицы держат закрытый клюв перпендикулярно к земле, зачастую касаясь им грунта. Такого рода позы, с которыми мы постоянно встречались в ситуациях смены партнеров на гнезде, лишь теперь становятся вполне объяснимыми: птенцы постоянно имеют возможность дотрагиваться клювами до клюва родителей, сигнализируя им об уровне своей пищевой мотивации. По существу, это ювенильный вариант «поведения выпрашивания» взрослой самки (см. рис. 6, *IIб*).

Среди вокальных сигналов на стадии выводков одно из главных мест занимает сигнал «стаккато», отражающий состояние неуверенности и беспокойства. Этот сигнал редок на стадии клуба, а затем используется все чаще, становясь вполне обычным к концу стадии насиживания (см. раздел «Видоспецифичность коммуникативных сигналов»).

Стадия распада гнездового поселения. Эта стадия подробно описана в другой работе (Панов, Зыкова, 1981), так что здесь мы лишь кратко резюмируем сказанное там.

Стадия характеризуется присутствием в распадающемся гнездовом поселении, наряду с уходящими из него семьями, большого количества птиц, по тем или иным причинам не имеющих собственных гнезд и птенцов. Эти особи стремятся к сближению с чужими птенцами, дабы реализовать свои родительские мотивации, почему такие птицы и названы нами «претендентами». Претенденты постоянно конфликтуют с «опекунами», находящимися при своих собственных или временно усыновленных ими птенцах.

Поведение опекунов обладает всеми основными характеристиками истинно родительского поведения, описанного выше. Поведение претендентов во многих случаях представляет собой своеобразную смесь родительского поведения и агрессии, направленной на птенцов. Общую социальную обстановку в такого рода скоплениях у чаек во многом определяют взаимоотношения между опекунами и претендентами. Эти отношения имеют в целом антагонистическую окраску, а с точки зрения их структуры представляют собой своеобразные конгломераты действий из ансамблей агрессивного, полового, гнездостроительного и родительского поведения.

В парных взаимодействиях между опекунами и претендентами, наравне с открытой агрессией, можно наблюдать описанные ранее парные проходы, обмен демонстрациями долгий крик, синхронное кашляние и т.д. Короче говоря, здесь имеет место как бы реверсия к начальной стадии клуба, что вполне понятно, поскольку в обоих случаях мы имеем дело с взаимоотношениями множества птиц, не обладающих пространственно фиксированными центрами социальной активности. Это ведет к постоянной перетасовке особей, к невозможности установления длительных межперсональных связей и, как следствие, – к дезорганизации схем индивидуального поведения. В результате всего этого парные взаимодействия кратковременны, неперсонализированы, находятся вне канвы преемственных взаимоотношений и выступают перед наблюдателем в виде усеченных фрагментов церемоний знакомства, предкопуляционного и предгнездостроительного поведения – как мы видели это на самых ранних этапах жизни клуба.

Важно то, что и на этой стадии дезорганизации поселения у наблюдателя есть полная возможность ознакомиться практически со всем видовым репертуаром «главных демонстраций». Однако такое ознакомление не дает возможности описать поведение вида как системное образование, закономерно развивающееся во времени и пространстве.

Изложенные материалы представляют собой самый грубый набросок динамики коммуникативного процесса в. гнездовых поселениях хохотуньи. Описание носит сугубо качественный характер, с концентрацией внимания на наиболее принципиальных, сущностных характеристиках изученного процесса. Приведенное описание должно дать основу для постановки более частных вопросов, требующих детализированных количественных исследований. Что касается подробных описаний структуры отдельных сигналов и сигнальных комплексов, то они будут приведены в разделе 3.

В настоящей работе мы стремились подчеркнуть инвариантность большинства сигнальных средств, т.е. закономерный характер использования того или иного сигнала (или комплекса сигналов) в самых различных коммуникативных контекстах. Это явление уже неоднократно описывалось как «полифункциональность» (см., например, Beer, 1975) или «вырожденность» (Панов, 1978) сигналов. Однако в этих и в ряде других работ такая полифункциональность рассматривалась преимущественно во вневременном аспекте – просто как возможность широкой взаимозаменяемости коммуникативных сигналов. В данной работе мы попытались пойти дальше, чтобы продемонстрировать явление смены функций сигнала по ходу репродуктивного цикла. В качестве примера укажем на различия в использовании демонстрации мяукающий крик на стадиях насиживания и выводков: в первом случае это почти неизменный компонент поведения в момент доставки к гнезду строительного материала, во втором – средство управления передвижением птенцов.

Вторая важная мысль, которую мы попытались подчеркнуть, сводится к следующему: коммуникативный процесс – это саморазвитие целостной системы поведения, а не простое временное следование неких независимых в своем генезисе, рядополагаемых событий. Расшифровка логики развития коммуникативной системы во времени состоит в поисках преемственности между отдельными категориями событий. При таком подходе становится очевидным, что те или иные события, которые с традиционных фрагментаристских позиций (концепция «главных демонстраций») выглядят как самостоятельные сущности, в действительности зачастую оказываются зачаточными предшественниками не полностью созревших функциональных подсистем. Такова, например, реакция кашляния на стадии клуба, которая впоследствии преобразуется в один из центральных элементов гнездостронтельного поведения (выкапывание гнездовой ямки).

В созревающем поведении те или иные его функциональные подсистемы не обязательно развиваются последовательно, уступая место одна другой. Они могут развиваться параллельно, хотя и с разной скоростью, и лишь в дальнейшем интегрируются в составе целесообразных поведенческих конструкций. Примером может служить параллельное, но асинхронное (в разной степени у разных пар) развитие комплексов полового и гнездостроительного поведения.

Что касается более частных моментов, определяющих видовую специфику коммуникативного и социального поведения хохотуньи, отметим лишь один. Речь идет о редукции территориального поведения на стадиях формирования гнездовых поселений, гнездостроения и насиживания. Впрочем, вопрос о реальности имеющихся здесь отличий хохотуньи от других видов комплекса (в частности, от серебристой чайки *L. argentatus)* во многом связан с тем, насколько адекватно описано территориальное поведение этих последних видов (см. преамбулу к настоящей работе).

3. Видоспецифичность коммуникативных сигналов[7]

По мнению Э. Майра (1947, 1968) и многих его последователей, так называемые «кольцевые перекрывания ареалов» можно рассматривать как одно из наиболее убедительных свидетельств географического видообразования и как неопровержимое подтверждение современных представлений о микроэволюции. В качестве классического примера кольцевых перекрываний почти неизменно приводится ситуация, которая, как полагают, имеет место в голарктической группе «больших белоголовых чаек». Согласно предлагаемой схеме, «…два вида европейских чаек, *Larus argentatus* (серебристая чайка) и *L. fuscus* (клуша) рассматриваются как концевые звенья цепи подвидов, имеющих циркумполярное распространение на севере умеренной зоны» (Майр, 1968: 405). В этой схеме интересующей нас хохотунье отводится место «группы подвидов», входящих в срединные звенья кольца. Отсюда устойчивое (лишь недавно поколебленное) мнение о принадлежности хохотуньи к большому политипическому виду *Larus argentatus.*

Важно, однако, подчеркнуть, что в этом «хрестоматийном примере» кольцевого ареала гораздо больше умозрительно-гипотетического, чем достоверно доказанного. Для того чтобы данный случай можно было полноценно использовать при реконструкции микроэволюционных процессов, в нем необходимо устранить ряд явных противоречий и заполнить множество белых пятен[8].

В частности, пока что весьма противоречивым остается вопрос о генеалогических и генетических связях средиземноморско и центральноазиатских форм, объединяемых

---

7 Е.Н. Панов, В.И. Грабовский, Л.Ю. Зыкова. Зоол. журн. 1991ю 70(3): 73-89.

8 См. сноску 2.

под названием «группы *cachinnans*» (хохотунья). С одной стороны, их рассматривают в качестве непосредственного предка клуши *L. fuscus* (Майр, 1968), а с другой, почти единодушно объединяют в составе единого вида с серебристой чайкой *L. argentatus.* И если неправомерность такого объединения уже доказана фактом независимого существования серебристой чайки и хохотуньи в Западной Европе (Marion et al., 1985)[9], то характер отношений между хохотуньей и клушей остается неясным.

Поразительная разноречивость в суждениях систематиков о принадлежности той или иной географической расы к тому или иному виду «больших белоголовых чаек» (см. Панов, 1989) легко объясняется морфологической компактностью этой обширной группы. В силу этого обстоятельства традиционные способы видовой диагностики (по признакам окраски и морфометрии) оказываются полностью неработоспособными (см. первый раздел статьи). В этой ситуации особое значение приобретает сравнительно-этологический подход, использование которого дает надежду разобраться, наконец с эволюционной историей и таксономией комплекса больших белоголовых чаек.

В настоящем сообщении будут рассмотрены особенности сигнального репертуара среднеазиатской формы хохотуньи (номинативная *cachinnans*), которые послужат материалом для сравнения этих чаек с другими представителями комплекса. Мы приведем также краткое сопоставление этологических характеристик хохотуньи с имеющимися данными по поведению серебристой чайки и клуши и выдвинем дополнительные аргументы в пользу мнения о видовой самостоятельности всей «группы *cachinnans*».

Основные материалы получены при изучении популяций, обитающих на побережье и островах юго-восточного Каспия (заливы Туркменский и Кара-Богаз-Гол), а также на оз. Тенгиз в северо-восточном Казахстане. В последней точке не исключен приток генов из западносибирских популяций, относимых к форме *taimyrensis* (по одним авторам – *L. argentatus taimyrensis*, по другим – *L. fuscus taimyrensis*)[10]. Описание объем данных и методов их сбора приведено в сообщении 2. Обработку фонограмм производили на анализаторе «Sona-Graph 7029 *A*» фирмы Kay-electric.

В настоящей работе мы рассматриваем лишь некоторые категории коммуникативных сигналов из числа тех, о которых упоминалось в разделе 2. Отбор материала для анализа проводили в соответствии со следующими соображениями. Во-первых, основное внимание было уделено акустическим компонентам коммуникативного поведения. При этом мы исходили из того, что существующие методы электроакустического анализа позволяют выявлять не только качественные, но и количественные различия в вокализации близкородственных форм. Этого нельзя сказать о моторных компонентах сигнализации. Моторика поведения близких видов, как правило, весьма однотипна, так что межвидовые различия в этой сфере носят обычно чисто количественный характер и легко могут быть преуменьшены или преувеличены при сборе данных путем визуальных наблюдений. Чтобы избежать ошибочных суждений, мы рассматриваем здесь лишь те моторные компоненты коммуникации хохотуньи, которые *качественно* отличаются от гомологичных им сигналов серебристой чайки и клуши.

Из того континуума событий, каковым является коммуникативный процесс (раздел 2), мы искусственно вычленили для анализа две категории поведенческих конструкций. Это, во-первых и главным образом такие конструкции, которые заведомо имеют гомологов в поведенческих репертуарах всех форм и видов, родственных хохотунье. Речь идет о традиционно выделяемых «главных демонстрациях» (долгий крик, мяукающий крик и т.д.), на рассмотрении которых базируются все описания поведения чаек. Иными словами, эта категория «сигналов» дает минимальную гарантированную базу

---

[9] См. сноску 2.

[10] В действительности, генов формы *barabensis* – деривата *L. heuglini*, обитающей на севере Европейской России (см. статью в данном сборнике: Панов, Монзиков, 1999, а также Panov, Monzikov, 2000).

для дальнейших этологических сопоставлений хохотуньи с другими членами комплекса «больших белоголовых чаек».

Вторая категория поведенческих актов, рассматриваемых в данной работе, включает в себя такие «сигналы», для которых не удалось обнаружить достаточно очевидных аналогов в описаниях поведения серебристой чайки и клуши (таковы, в частности, некоторые варианты рассматриваемых ниже «контактных» позывок). Это не значит, однако, что соответствующие формы поведения характерны лишь для хохотуньи и отсутствуют у других родственных ей форм. При тех господствующих сегодня способах описания, которые ориентированы на анализ «главных демонстраций», в имеющихся каталогах видоспецифических репертуаров чаек возможны пропуски, неточности и неясности. К последним мы относим словесные описания сигналов, не поясненные рисунками или сонограммами.

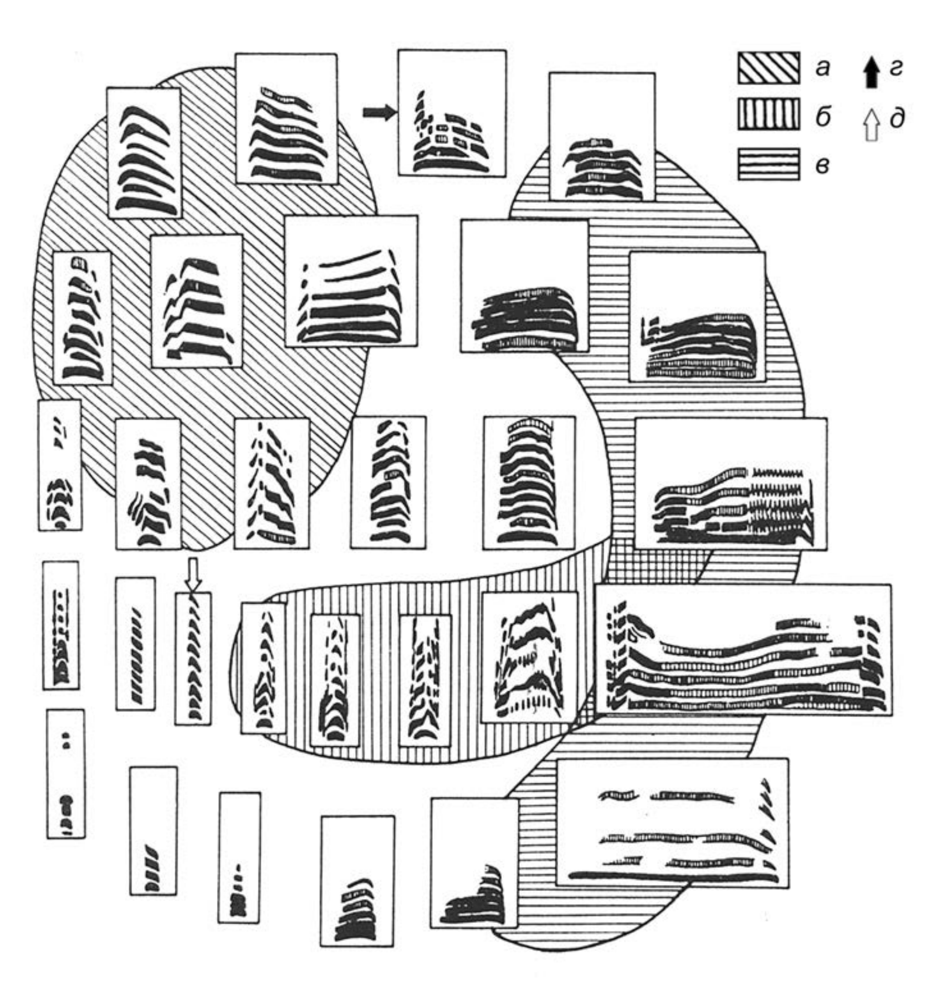


Рис. 8. Звуки (акустические элементы нулевого уровня интеграции) из вокального репертуара *L. c. cachinnans,* представленные в виде континуума. Заштрихованные участки и черные стрелки обозначают области континуума, соответствующие традиционно выделяемым сигналам: *а* – повседневные позывки («основной крик»), *б* – короткие (3 слева) и удлиненная компонента (справа) долгого крика, *в* – мяукающий крик, *г* – «крик выпрашивания», *д* – «стаккато». Обратите внимание на значительное количество звуков, не находящих своего места в традиционных классификациях.

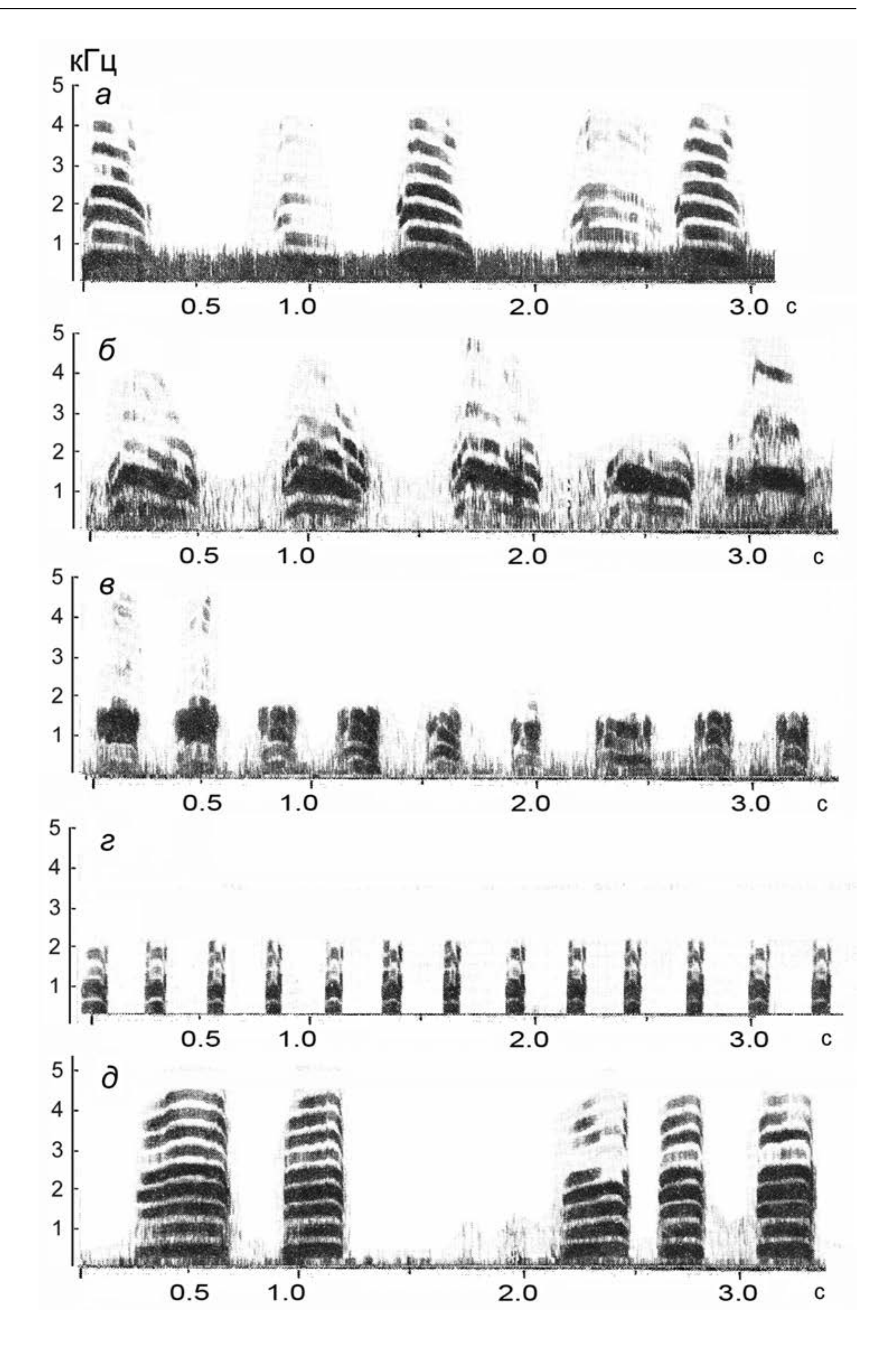


Рис. 9А.

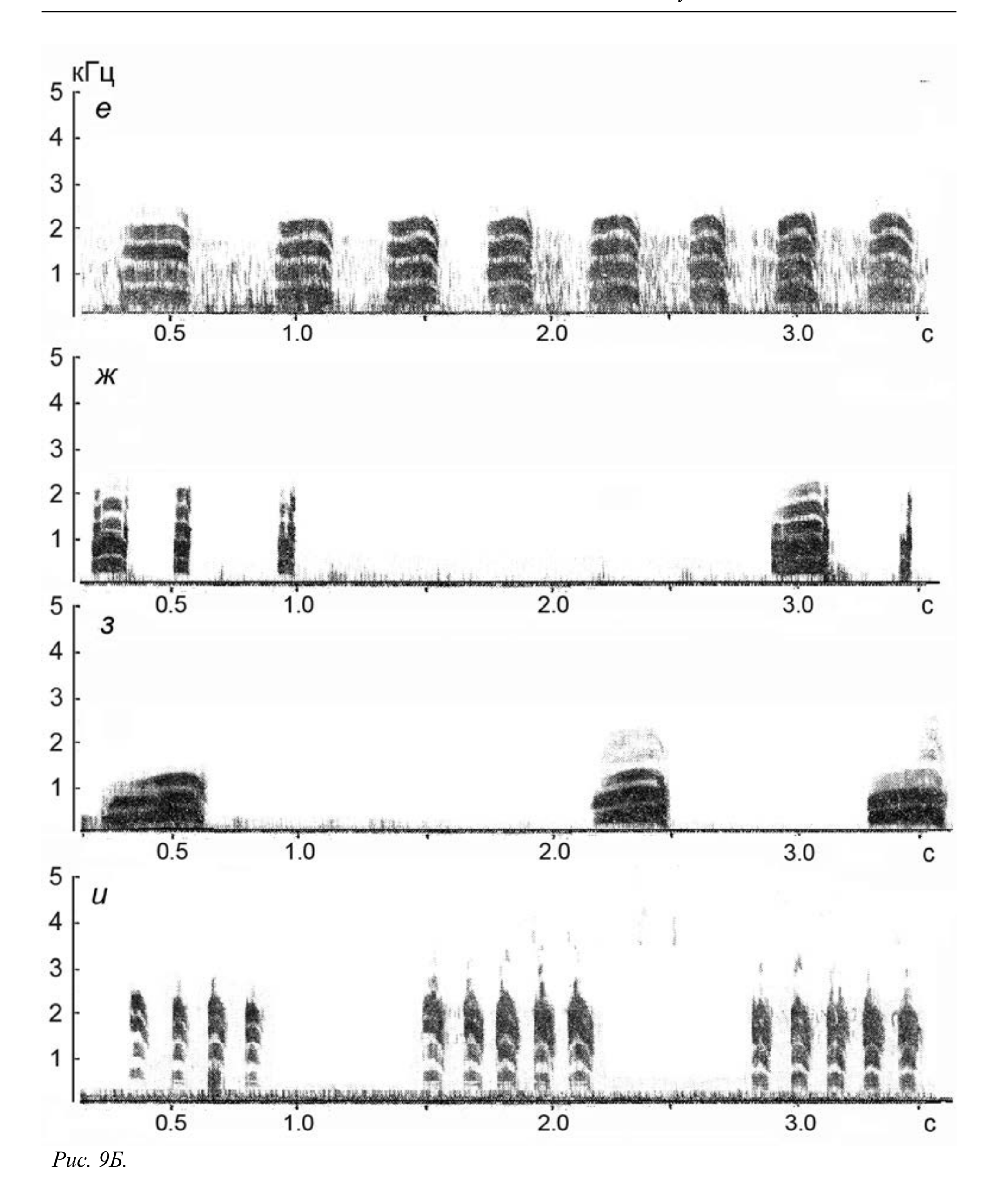


Рис. 9Б.

Рис. 9А, 9Б. Акустические конструкции, автономные от стереотипных моторных координации у *L. c. cachinnans*: *а, б* – повседневные позывки; *в* – то же, неполовозрелой особи (по структуре и звучанию сходны с позывкой взрослых *L. argentatus)*; *г – з* – разнообразные варианты «контактных» позывок; *и* – «стаккато» (все записи – с о-ва Огурчинский).

Основу коммуникативного репертуара хохотуньи составляют полимодальные сигналы, включающие в себя оптические и акустические компоненты. В одних случаях наблюдается достаточно жесткая связь между стереотипными позами и звуками, в других двигательные сигналы и высоко изменчивые звуки более или менее свободно комбинируются друг с другом. Так или иначе, поскольку акустическая компонента является постоянной составляющей коммуникативного процесса, описание сигнального репертуара полезно начать с анализа звуковой сигнализации.

Многообразие звуков, используемых хохотуньями, удобно представить в виде многомерного континуума, основанного на достаточно плавных изменений следующих трех основных параметров: 1) длительности звуковой посылки; 2) формы огибающей 3) характеристик доминантных частот (т.е. частот с максимальной амплитудой). Кроме того, звуки могут различаться присутствием или отсутствием амплитудной модуляции либо частотной модуляции типа вибрато. На рис. 8 дана огрубленная схема многомерного континуума звуков, который мы по необходимости вынуждены представить в двумерном пространстве. Мы попытались подчеркнуть принципиальное физическое сходство всех звуков, использованных при составлении схемы (но не исчерпывающих всего их разнообразия у хохотуньи) и возможность выведения каждого звука из каждого за счет небольших преобразований пяти вышеназванных параметров.

Континуальный характер исходных звуков, из которых слагаются разнообразные вокальные конструкции, делает достаточно сложной задачу классификации этих конструкций. О возникающих здесь сложностях говорит и отсутствие согласия между разными исследователями, выделяющими в вокализации больших белоголовых чаек от 8 до 18 «сигналов» или «типов сигналов» (Тинберген, 1974; Cramp, Simmons, 1983; Мераускас, 1987). Недостатком большинства имеющихся классификаций является то, что разные «типы сигналов» выделяются по *разным критериям*: одни – по характеру звучания («мяукающий крик», «стаккато»), другие – по сопутствующей ситуации («атакующий крик», «крик при копуляции»), третьи – по скоординированным с данным звуком моторным реакциям («крик при вздергивании головы») (Cramp, Simmons, 1983). Такого рода классификации противоречат логике и потому трудно применимы в практической работе.

В частности, при использовании этих классификаций, как правило, остаются за рамками рассмотрения или же бегло упоминаются в числе «прочих» звуки, часто используемые в широком спектре ситуаций и (или) в сочетаниях с мало стереотипными двигательными реакциями, но с трудом поддающиеся описанию на основе звукоподражания. У хохотуньи к этой категории относится та часть звукового континуума, которая на рис. 8 оказалась вне заштрихованных полей, показывающих спектр изменчивости традиционно выделяемых «типов сигналов» – повседневного (именуемого разными авторами «основным», «призывным», «тревожным» и т.д.), долгого крика и мяукающего крика.

Изображенные на рис. 8 звуки, а также многие другие, не вошедшие в эту схему (часть из них можно найти на рис. 9–12), представляют собой единицы нулевого уровня интеграции. Это значит, что в реальных ситуациях они неизменно выступают как составные части конструкций более высоких уровней интеграции – в составе гомо- или гетеротипических серий (единицы первого уровня интеграции). Последние складываются в протяженные во времени звуковые ряды (Никольский, 1984), которые можно рассматривать в качестве конструкций второго уровня интеграции.

В вокализации хохотуньи большинство исходных (элементарных) акустических единиц нулевого уровня используется в составе серий, не имеющих достаточно фиксированной организации. Наряду с гомотопическими сериями часто встречаются такие, в пределах которых происходит быстрое изменение длительности следующих друг за другом звуков, а зачастую и некоторых их частотных и амплитудных характеристик. При этом можно в реальном времени наблюдать плавный переход от какого-либо одного из

Таблица 2. Классификация категорий вокализации у хохотуньи

Степень связи вокальных конструкций с моторным поведением	Ситуационная специфичность сигнала	
	относительно низкая	относительно высокая
Автономны от моторных координации	1.2	3
Компоненты полимодальных демонстраций	4.5	6

традиционно выделяемых «типов сигналов» к другому. Например, от мяукающего крика к «позывке при вздергивании головы» (сравни два правых изображения в верхнем ряду рис. 8; см. также рис. 10).

Исключением из этого общего правила (формирование гомотопических серий, плавно или скачкообразно перерастающих в гетеротипические серии и в гетеротипические ряды) служат лишь два типа звуковых конструкций, которые имеют достаточно устойчивую внутреннюю организацию. Это, во-первых, сигнал стаккато, представляющий собой плотную пачку из трех-шести коротких однотипных звуков (рис. 1, *г*), и, во-вторых, долгий крик – гетеротипическая серия, слагающаяся из двух разных типов исходных звуков, резко отличающихся друг от друга – прежде всего по длительности.

Руководствуясь всем сказанным, мы в дальнейшем будем рассматривать коммуникативно значимые компоненты вокализации не как некие стереотипные по форме и устойчивые по функции «типы сигналов», а как звенья континуума, более или менее *искусственно вычлененные* из него. Традиционные обозначения тех или иных конструкций мы сохраним ради удобства межвидовых сопоставлений.

Ниже мы рассмотрим шесть категорий вокализации хохотуньи: 1) повседневные позывки (по разным авторам: призывной, основной, боевой, тревожный сигнал); 2) комплекс коротких «контактных» позывок (типа «groak-», «krau-» и «mop-call» у *L. argentatus* – см. Cramp, Simmons, 1983); 3) стаккато; 4) мяукающий крик; 5) долгий крик; 6) позывка при вздергивании головы. По характеру их использования эти категории вокализации могут быть классифицированы с применением двух критериев. Во-первых, часть из них скоординирована с определенными двигательными реакциями (являясь, таким образом, акустической компонентой единой вокально-оптической демонстрации), тогда как другие автономны от определенных моторных координации. Во-вторых, среди шести названных категорий вокализации некоторые используются в очень широком диапазоне ситуаций, другие же имеют более узкую функциональную специфику. Сказанное отображено в табл. 2, в клетках которой указаны номера шести вышеназванных вокальных конструкций.

Так как возможен любой порядок рассмотрения интересующих нас категорий вокализации (что следует из их принадлежности к единому многомерному континууму), мы остановились на том порядке, который диктуется приведенной матрицей: слева направо и сверху вниз.

Вокальные конструкции, автономные от моторных координаций

1. Повседневная вокализация, имеющая место в самом широком спектре ситуаций – как в гнездовой, так и во внегнездовой сезоны. Ее исходными элементами служат относительно короткие (230-400 мск) звуки гармонической природы с огибающей в форме асимметричной параболы. Скорость нарастания частоты в пределах каждой данной посылки выше, чем скорость ее затухания (рис. 2*а, б*). Доминантными являются либо основная частота и некоторые из первых пяти гармоник (как четные, так и нечетные), либо вторая гармоника (иногда вместе с третьей и четвертой). В максимальных по

длительности звуках возможны амплитудная модуляция и переброс энергии с одной гармоники на другую. Основная энергия сосредоточена в диапазоне 2-2,5 кГц. Исходные звуки воспроизводятся обычно длительными сериями с самой различной частотой следования посылок. Частота следования увеличивается в ситуации тревоги (реакция окрикивания хищника или наблюдателя), когда паузы между посылками становятся сопоставимыми с длиной самих посылок. В отсутствие беспокойства вполне обычно использование этой категории звуков в форме одиночных посылок.

2. К категории «контактных» позывок (рис. 9 *г – з*) мы относим обширный класс звуков, широко используемых при всевозможных взаимодействиях между членами брачной пары в непосредственных окрестностях строящегося либо функционирующего гнезда. В последнем случае такого рода звуки сопровождают многие эпизоды появления свободного от насиживания партнера около гнезда с наседкой, в частности, в момент доставки им строительного материала, при осуществленных либо неосуществленных попытках смены партнеров на гнезде и т.д. В этих эпизодах акустически активными могут быть ранее отсутствовавший партнер, насиживающая птица, либо они оба. В последнем случае вокализация приобретает характер неорганизованных дуэтов, в ходе которых обе птицы воспроизводят существенно различные или очень сходные звуки. Сходство может усиливаться по ходу дуэта, например, за счет того, что один из партнеров постепенно подстраивает свою вокализацию к звукам, издаваемым с самого начала другим партнером.

Если смена произошла, севшая на гнездо чайка зачастую продолжает издавать серии звуков – сначала точно такого же характера, как при подходе к гнезду, а затем с изменением частоты следования и (или) физических характеристик самих звуков (их длительности, высоты и т.д.). Сходный тип вокализации характерен и для чаек, насиживающих кладку в отсутствие поблизости своего партнера. Серии звуков воспроизводятся эпизодически. Иногда они отделены друг от друга весьма длительными паузами, но могут следовать с высоким постоянством, в виде достаточно протяженных во времени звуковых рядов. Вспышки интенсивной вокализации нередко совпадают с повышением двигательной активности наседки, когда она привстает и вновь усаживается на яйцах, производит зачаточные «копательные» движения лапами, перекладывает строительный материал на краю гнезда и т.д.

Все интересующие нас звуки неизменно объединены в серии с достаточно равномерным темпом следования внутри серии, либо (реже) – с нерегулярно меняющейся частотой следования. Регулярность организации (постоянство длины посыпок и протяженности пауз между ними) более характерна для серий, состоящих из относительно коротких звуков. Звучание описываемых сигналов меняется от случая к случаю, а то и в пределах конкретного звукового ряда, в очень широких пределах – от резкого, хриплого «ке-ке-ке-ке-ке…» (рис. 9 *г, е*) до глухого, «стонущего» «уп…уп…уп…» (отдаленное сходство с криком удода *Upupa epops*) или утробного «оуу…оуу…оуу» (напоминающего воркование голубя). При этом, однако, не возникает сомнений, что перед нами единый, не поддающийся естественному дроблению звуковой континуум, а не набор из нескольких дискретных «типов» вокальных сигналов.

Поиски ситуационных коррелятов для тех или иных звеньев данного континуума позволяют констатировать лишь следующие два момента: 1) с усилением эмоционального возбуждения (например, при дуэтной вокализации с высокой частотой следования посылок в партиях обоих партнеров) наблюдается переход от широкополосных к низкочастотным сигналам; 2) низкочастотные сигналы не отмечаются в вокализации наседки в отсутствие ее партнера.

Длительность звуков рассматриваемой категории варьирует в довольно широких пределах (40–200 мск). Звуки длительностью свыше 200 мск оказываются промежуточными между категорией «контактных» сигналов и другими категориями, которые мы рассмот-

рим ниже (мяукающий крик, позывка при вздергивании головы). Некоторые серии, состоящие из посылок длительностью порядка 60–150 мск, по структуре и по звучанию сходны иногда с короткими составляющими долгого крика (см. ниже и рис. 9 *в*).

Рассматриваемые «контактные» звуки имеют в большинстве случаев гармоническую структуру (рис. 9). На сонограммах просматривается максимально до 10 гармоник. Доминантными являются обычно основная частота и частоты, соответствующие первым трем-четырем гармоникам (например, II, III и IV, либо III и IV, либо III, IV и V). В такого рода сигналах основная энергия сосредоточена в диапазоне от 0.5 до 2–3 кГц. По мере уменьшения дистанции между взаимодействующими партнерами (например, в момент приближения одного из них к другому у гнезда) издаваемые ими звуки становятся все более низкими: максимум энергии оказывается сосредоточенным сначала на основной частоте и первой гармонике (рис. 9 *з*), а затем – только на основной частоте. Именно эти звуки с диапазоном частот от 0,5 до (максимально) 1.5 кГц напоминают крики удода (короткие посылки длительностью 50–100 мск) или голубя (более длительные посылки продолжительностью 300 мск и более, которые уже можно рассматривать как наиболее эмоциональный вариант мяукающего крика – см. рис.10 *г*). Такого рода глухие звуки произносит обычно птица, идущая в горизонтальной позе с опущенной головой. Клюв при этом нередко почти касается земли.

Вероятно, к рассматриваемой категории вокализации относятся звуки, сопровождающие демонстрацию кашляния. К сожалению, мы не располагаем фонограммами этого сигнала.

3. Стаккато (рис. 9 *и*). Эта категория вокализации наиболее характерна для состояния крайней тревоги – в первую очередь как реакция на посещение наблюдателем колонии на стадиях окончания насиживания и заботы о выводке. Реже отдельные сигналы данного типа можно слышать на других стадиях репродуктивного цикла, начиная с момента появления чаек на местах гнездования.

Стаккато представляет собой плотную пачку коротких звуковых посылок длительностью 50–60 мск с паузами между ними порядка 35–70 мск. Число посылок в пачке колеблется от 3 до 6 с модой 5. Пачки объединены в протяженные серии. Звуковые составляющие стаккато имеют гармоническую структуру. Форма огибающей – парабола с таким же типом асимметрии, как у повседневных позывок (см. пункт 1). Основная энергия сосредоточена в области III и IV гармоник (иногда также II и V), в диапазоне частот от 1 до 2 кГц.

Стаккато произносится в позе напряженного внимания, для которой характерна вертикальная, максимально вытянутая шея. В момент произнесения звука клюв слегка приоткрывается в ритме следования вокальных посылок.

Вокальные конструкции, скоррелированные со стереотипной моторикой

4. Мяукающий (монотонный) крик. Сигнал с широким диапазоном использования, наблюдаемый в самых разных ситуациях на всех стадиях гнездового цикла. Хотя из имеющихся в литературе описаний этого сигнала у чаек может создаться впечатление о его высокой стереотипности, в действительности это не так. В момент воспроизведения мяукающего крика поза особи-отправителя существенно варьирует по своей конфигурации (см. раздел 2), сохраняя в качестве инварианта лишь широко раскрытый и в большей или меньшей степени опущенный клюв.

Высоко вариабельна и вокализация, сопровождающая описанные позы (рис. 10 *а*–*д*). Длительность звуковой посылки, воспринимаемой наблюдателем как «типичный» мяукающий крик, варьирует в очень широких пределах – от 700 до 1250 мск. В тех случаях, когда такие сигналы воспроизводятся в виде серии из нескольких посылок (обычно из 3–5), некоторые из них могут быть много короче (порядка 300 мск).

Воспроизведение мяукающего крика сериями нередко наблюдается у свободного от насиживания партнера, доставляющего гнездовой материал насиживающей птице или сменяющего ее на гнезде. Чайка начинает издавать эти сигналы еще в воздухе, а затем воспроизводит их в момент посадки и по пути к гнезду, расстояние до которого протяженностью порядка 10–20 м она преодолевает пешком. Первые несколько звуков,

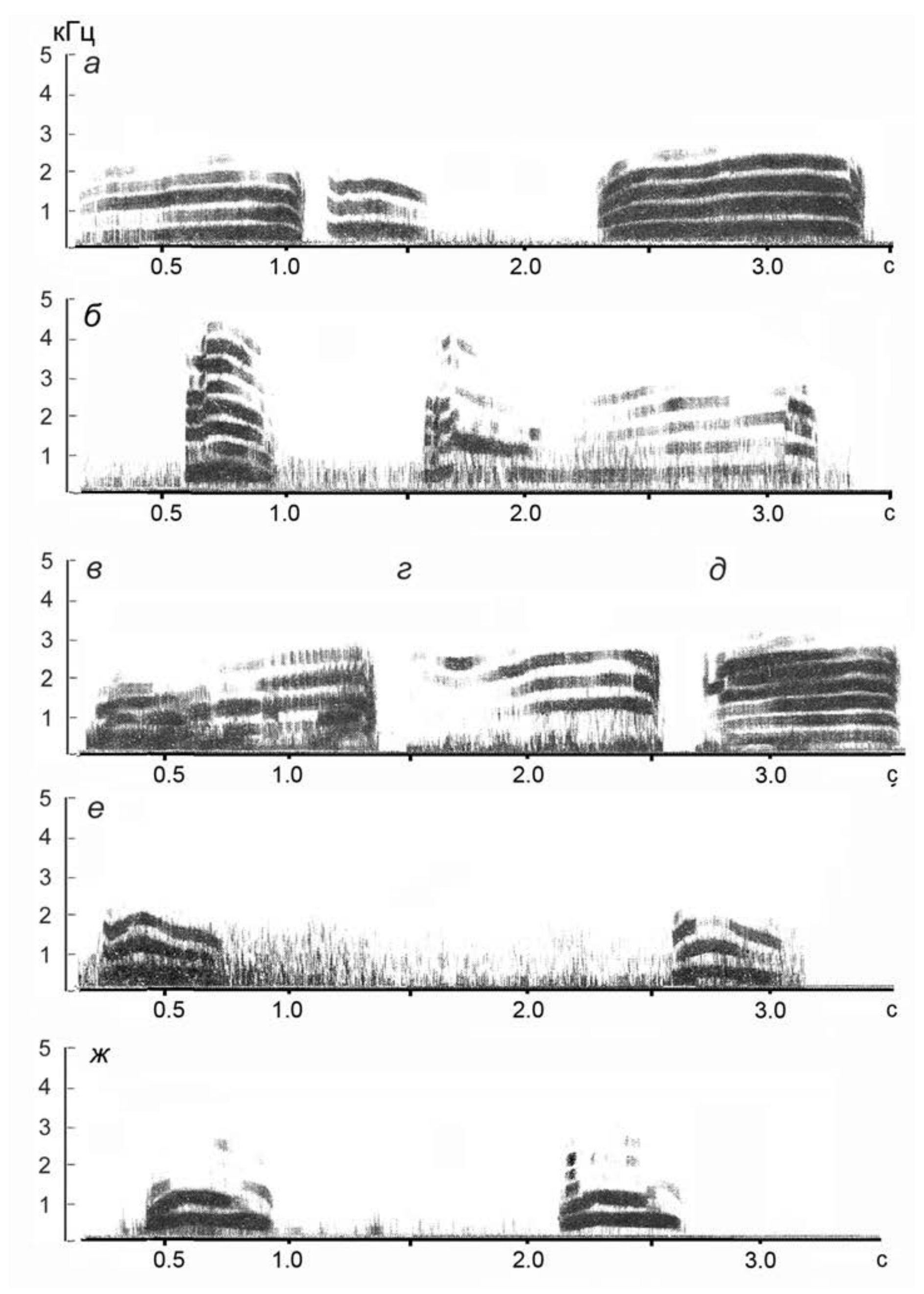


Рис. 10. Различные варианты мяукающего крика: *а–г* – последовательности звуков в реальном времени, *в–д* – отдельные одиночные сигналы; *е, ж* – позывки при вздергивании головы.

произносимых птицей, представляют собой «типичные» мяукающие крики, разделенные паузами разной длительности (от 80 до 600 мск). Затем звуки начинают укорачиваться и переходят, как правило, в удлиненный вариант «контактных» сигналов с длительностью посылок от 400 до 200 мск и с паузами между ними порядка 150–300 мск. В других случаях в такого рода ситуациях «типичный» мяукающий крик становится все более низкочастотным (как это было уже описано для «контактных» сигналов) и переходит в утробно звучащее «уууу– уууу – уууу».

Для «типичных» мяукающих криков характерна неглубокая частотная модуляция. Асимметрия огибающей имеет иной характер, нежели у повседневной позывки и посылок в сигнале «стаккато». Именно, частота очень медленно нарастает и очень быстро падает (в чем состоит сходство мяукающего крика с начальными посылками долгого крика – см. ниже). Из других особенностей сигнала следует отметить амплитудную модуляцию и возможность переброса энергии с одних гармонических составляющих на другие. Это связано, вероятно, с изменениями объема и формы резонирующей полости рта при разных степенях раскрытия клюва. Иногда можно предположить возможность одновременной работы двух генераторов звука.

Частотные характеристики «типичногое» мяукающего крика сильно варьируют. При последовательном доминировании тех или иных гармонических составляющих в пределах каждого данного звука порядок их доминирования может быть самым различным, например III–IV–V, V–IV–II– III, IV–V–II, IV–V–III и т.д. При возрастании мотивации доминирующей нередко становится основная частота (см. выше). В большинстве случаев энергия сосредоточена в диапазоне частот от 1 до 2.5 кГц, крайние пределы варьирования 0.3–2.9 кГц.

5. Долгий крик представляет собой наиболее стереотипную реакцию в сигнальном репертуаре чаек. Гетеротипическая секвенция звуковых посылок, имеющая достаточно устойчивую внутреннюю организацию (рис. 10 *а–г, ж*), во многих случаях (хотя и не всегда) скоррелирована с определенной последовательностью движений. В типичном случае хохотунья, произнося первые два-три удлиненных звука, резко наклоняет голову к земле и одновременно приподнимает кверху сложенные либо широко развернутые крылья. Затем чайка резко выбрасывает вытянутую шею вверх (под тупым, реже – острым углом к линии туловища) и произносит серию из нескольких (6–25) коротких звуковых посылок. В момент изменения положения шеи – от опущенной к вытянутой вверх – крылья быстро складываются и принимают свое обычное положение (рис. 4 *а–в*, рис. 13).

Демонстрация долгий крик воспроизводится особями обоих полов. Ситуационные связи этой демонстрации столь же размыты, как и в случае с мяукающим криком (Панов, Зыкова, 1981 и раздел 2). Более того, если последний в известном смысле можно рассматривать как персонально адресованный сигнал, долгий крик зачастую лишен и этого свойства. Долгий крик в норме воспроизводится не только в положении стоя, но также летающими либо сидящими на гнездах птицами. В этих двух последних случаях исключена возможность полной последовательности моторных актов, характерных для описанного выше «типичного» долгого крика. Ни летящая, ни лежащая на гнезде чайка не выполняет движения резкого опускания головы в первой фазе долгого крика. Кроме того, летящая птица (в отличие от стоящей на грунте или сидящей на гнезде) лишь слегка приподнимает вытянутую шею над уровнем туловища в заключительной фазе долгого крика. Ни летящая, ни сидящая чайка при воспроизведении долгого крика не поднимают кверху развернутые или полусложенные крылья (рис. 13, нижняя правая позиция). Выпадение этого элемента нередко наблюдается и у хохотуний, демонстрирующих реакцию долгого крика в положении стоя (см. ниже материал об обсуждении данных).

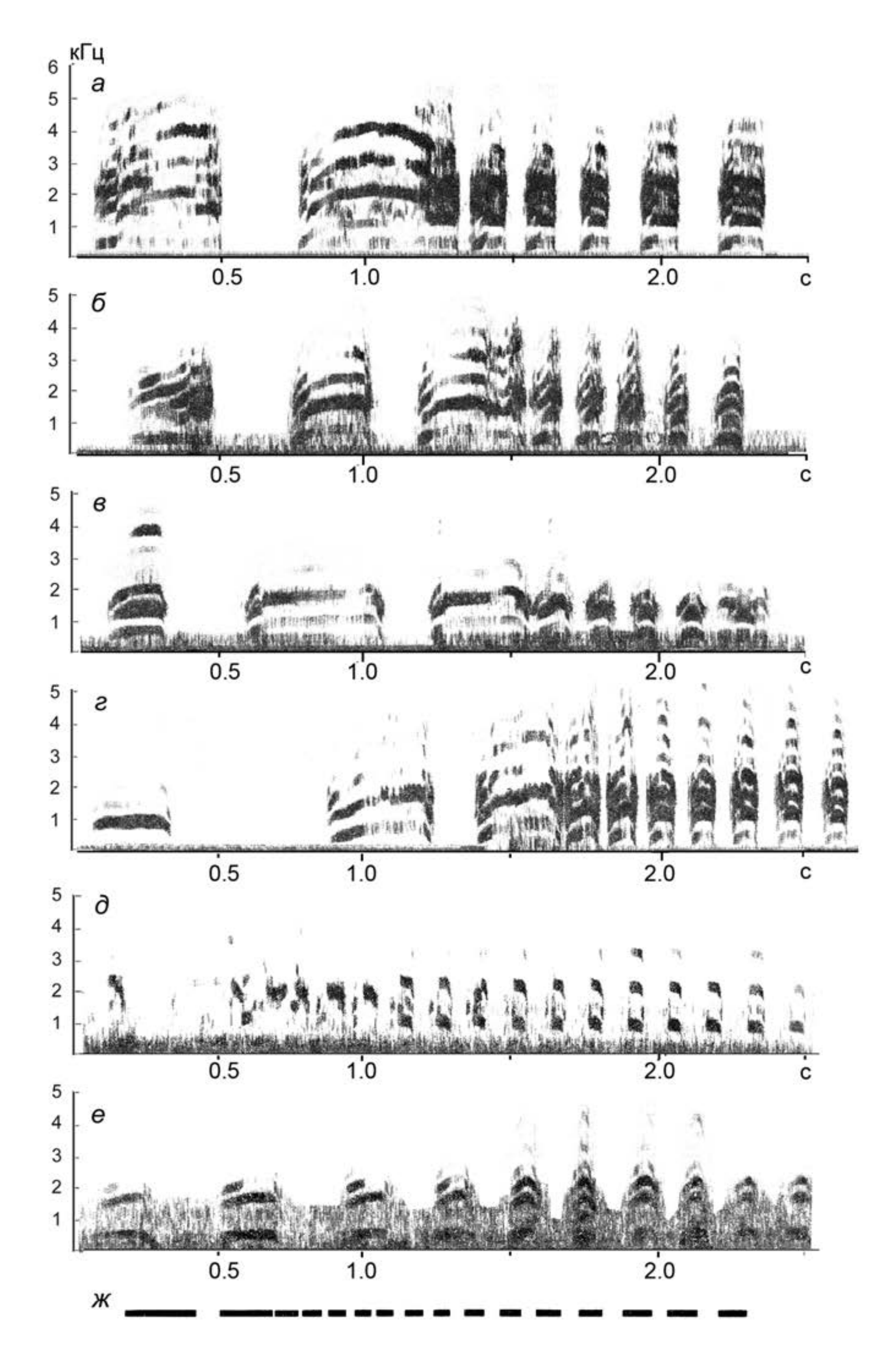


Рис. 11. Различные варианты долгого крика *L. c. cachinnans*: *а* – *г* – типичный долгий крик половозрелых особей (полный долгий крик с малым числом коротких элементов уместился только на сонограмме *б*); *в* – долгий крик неполовозрелой особи (отчасти сходен с дефинитивным долгим криком *L. argentatus*); *е* – вариант «долгого крика» с нетипичной организацией при копуляции (см. текст); *ж* – схема типичной временной организации долгого крика.

Акустические компоненты долгого крика у хохотуньи высоко изменчивы. Физическая структура звуков меняется с возрастом (рис. 11 *в*) и, вероятно, индивидуально специфична, как это показано для других видов чаек (см., например, Beer, 1975). Индивидуализированный характер долгого крика во многом способствует, по-видимому, персональному опознаванию птиц друг другом. В репертуаре каждой данной особи издаваемые ею долгие крики могут в разное время различаться количеством коротких нот в заключительной части сигнала. Нередко можно слышать «долгий крик» без начальных удлиненных звуков, сопровождающий копуляцию. Это длинная (до 20 посылок и более) гомотипическая секвенция, во многом сходная по звучанию с упоминавшимися уже секвенциями коротких «контактных» звуков, передаваемых как хриплое «кек-кек-кек-кек…» (сравни. рис. 9 *е* и 11 *е*).

В типичном долгом крике первые две сильно удлиненные посылки обычно разделены паузой, но иногда (у чаек из северо-восточного Казахстана) фактически сливаются в один двусложный звук. Этим посылкам часто предшествует третья, более короткая, напоминающая по структуре основную позывку (рис. 9*б*) либо мяукающий крик (рис. 10*б*). За первыми двумя (или тремя) звуками следуют короткие посылки, число которых варьирует от 6 до 25 (чаще 10–15). Соответственно общая продолжительность долгого крика у хохотуньи составляет в разных случаях 2.6–3.4 с, продолжительность его начальной части (две удлиненные позывки с паузой между ними или без нее) 0.6–1.3 с. В гомотипической секвенции звуков во второй части долгого крика они сначала укорачиваются, а к концу последовательности снова удлиняются (рис. 10*ж*). Соответственно посылки, следующие непосредственно за двумя первыми, удлиненными звуками долгого крика, имеют длительность 60–220 мск (мода 80–100 мск); в средней части гомотипической последовательности 70–140 мск (мода 100-110 мск); в конечной ее части 120–190 мск (мода 130 мск). Паузы между посылками в начальной части гомотипической последовательности имеют длину 40–70 *мс*к, в ее средней части – 80–110 мск, в конечной части – 120–130 мск.

При анализе сонограмм хорошо видно, что воспроизведение долгого крика обязано работе двух генераторов. Оба они генерируют звуки гармонической структуры. Первые две удлиненные посылки имеют огибающую того же характера, что и в мяукающем крике: частота медленно нарастает и быстро падает. Звуки, продуцируемые двумя одновременно работающими генераторами, могут иметь разные характеристики нарастания и падения частоты и соответственно разный характер огибающих (рис. 11). Спектральные составляющие одного из двух синхронно продуцируемых звуков обычно занимают зоны между спектральными составляющими другого звука. Доминантные частоты отвечают обычно первым трем гармоническим составляющим, хотя и в разных их сочетаниях. Иногда к числу доминантных относится и основная частота. Максимумы энергии двух начальных звуков долгого крика могут находиться в разных частотных диапазонах (1–2.5; 1.5–2; 2–4 кГц) при общих границах изменчивости 1–4 кГц. В коротких посылках долгого крика доминантные частоты приурочены обычно к первым трем гармоникам (доминантной в некоторых случаях может быть и основная частота). Максимумы энергии приходятся в разных сигналах на разные диапазоны частот в общих их границах от 0.5 до 2.8 кГц.

Будучи организован в достаточно устойчивую (хотя и подверженную изменчивости) вокальную конструкцию, долгий крик, тем не менее, обнаруживает многочисленные структурные связи с другими категориями вокализации. В частности, начальные удлиненные ноты долгого крика в ряде случаев весьма сходны с мяукающим криком – по форме огибающей и по характеру гармонической структуры (сравни рис. 10 и 11). Последовательность укороченных посылок во второй части долгого крика, как уже упоминалось, сильно напоминает серию коротких «контактных» звуков. Сплошь и рядом

удлиняющиеся концевые элементы долгого крика плавно переходят в типичную повседневную позывку, за которой нередко следует мяукающий крик. Таким образом, компоненты акустической составляющей долгого крика вполне справедливо рассматривать в качестве неких звеньев единого звукового континуума.

6. Позывка при вздергивании головы, уже судя по ее названию, представляет собой вокальную компоненту комплексного визуально-акустического сигнала. Этот сигнал в большинстве случаев оказывается персонально адресованным и потому (в отличие, скажем, от долгого крика) используется в сравнительно ограниченном спектре ситуаций. Это в основном позитивно окрашенные (т.е. лишенные явных признаков антагонизма) взаимодействия контактного характера, предшествующие передаче корма от одного из участников контакта другому, либо копуляции. Сюда относятся также незаконченные взаимодействия, в которых демонстрирующий индивид находится в состоянии пищевой либо сексуальной мотивации. Понятно поэтому, что рассматриваемый сигнал часто обозначается как «сигнал выпрашивания корма» или поощрения полового контакта. Он используется особями обоих полов и подрастающими птенцами (в последнем случае в основном при попытках получить корм от других особей). Реакция вздергивания головы в известном смысле автономна от прочих составляющих позы и может воспроизводиться при горизонтальном и вертикальном положениях туловища, при вытянутой и втянутой шее и т.д. Более подробно об использовании этой реакции см. раздел 2.

Акустическая составляющая описанного комплексного сигнала относительно постоянна по форме (рис. 10 *е*, *ж*). Длительность звуковых посылок, каждая из которых скоординирована с однократным вздергиванием головы, колеблется в очень небольших пределах – от 350 до 420 мск. Частота следования звуковых посылок, соответствующая ритму вздергивания головы, также относительно постоянна, с паузами порядка 920–1150 мск. Форма огибающей – как в повседневной позывке и в элементах сигнала «стаккато». Основная энергия сосредоточена в низкочастотной зоне. Доминирующей почти всегда оказывается основная частота, вместе с ней обычно I (в меньшей степени II) гармоника. При незначительных вариациях диапазон доминирующих частот находится в общих границах 0.2–1.,2 кГц.

Небольшая продолжительность звуковых посылок и их низкочастотный характер сближают данный тип вокализации с категорией «контактных» позывок, произносимых в наиболее эмоционально окрашенных взаимодействиях. Кроме того, среди сонограмм нетрудно найти многочисленные переходные варианты звуков, сближающие описываемый сигнал с удлиненными вариантами повседневной позывки, с одной стороны,

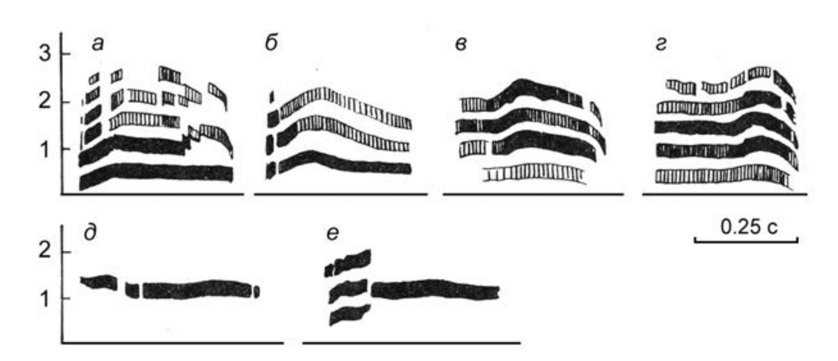


Рис. 12. Варианты перехода от типичной позывки при вздергивании головы («крик выпрашивания» – *а, б*) к мяукающему крику через промежуточные варианты звуков (*в, г*) у *L.c. cachinnans* и 2 позывки (*д, е*), гомологичные «*а*» и «*б*» у клуши *L. fuscus* («*в*» и «*г*» – из Cramp, Simmons, 1983). По оси ординат – частота (кГц).

и с короткими вариантами мяукающего крика, с другой (рис. 12). С последним позывку при вскидывании головы роднят, помимо всего прочего, амплитудная модуляция (прослеживаемая в гармонических составляющих) и возможность переброса энергии с одной гармоники на другую.

Сопоставление полученных нами данных по форме *cachinnans* с имеющимися в литературе сведениями (Cramp, Simmons, 1983; Teyssedre, 1984) по вокализации желтоногих чаек из Западной Европы (форма *michahellis*), а также серебристой чайки (формы *L. argentatus* и *L. a. argenteus*) и клуши *(L. f. fuscus, L. f. graellsii*) позволяет сделать следующие выводы.

1. По физической структуре повседневных позывок, мяукающего крика и коротких посылок долгого крика изученная нами форма *cachinnans* резко отличается от обеих (вполне сходных между собой) рас *L. argentatus.* 2. Обе изученные формы желтоногих чаек *(michahellis* и *cachinnans)* сходны друг с другом настолько, что могут быть отнесены к единому таксону, т.е. вопрос о принадлежности формы *michahellis* к «группе *cachinnans*»[11] (Teyssedre, 1984) должен быть решен положительно. 3. По структуре трех названных вокальных сигналов изученная нами форма *cachinnans* существенно сходна с клушей *L. fuscus*. И та и другая воспроизводят звуки с большим количеством гармоник и с «богатым» звучанием – в отличие от *L. argentatus* с ее «звонкими» криками, имеющими малое число гармоник. Эти два таксона заметно различаются особенностями «позывки при вздергивании головы» (рис. 12*д, е*). Таким образом, по характеру вокализации чайки «группы *cachinnans*» отличаются как от клуши, так и (в гораздо большей степени) – от серебристой чайки.

Форма *cachinnans* резко отличается от обоих этих видов и некоторыми чертами моторики сигнального поведения. Речь идет о реакции поднимания крыльев во время долгого крика. Этот элемент поведения оказывается вполне обычным у среднеазиатской хохотуньи, но не описан до сих пор ни у серебристой чайки, ни у клуши. Реакция поднимания крыльев не является постоянным компонентом демонстрации «долгий крик» у хохотуньи. Частота встречаемости этой реакции заметно варьирует в разных протоколах наблюдений, что, по всей видимости, связано с колебаниями уровня неспецифической «социальной» активации на разных отрезках индивидуальных эндогенных ритмов и на разных стадиях репродуктивного цикла. На протяжении 3 ч наблюдений на стадии клуба (о-в Огурчинский в Каспийском море, 10.IV 1987) среди 77 демонстраций долгого крика 61 (79.3%) была воспроизведена с подниманием крыльев. По данным наблюдений в заливе Кара-Богаз-Гол в период насиживания, с 9 по 18.V 1980 г., только 11 (39.3%) из 28 зарегистрированных долгих криков сопровождались поднятием крыльев. Вместе с тем 23 мая в той же колонии с началом вылупления птенцов всего за 30 мин мы отметили 23 долгих крика, из которых 19 (82.1%) характеризовались поднятыми крыльями (из них 18 воспроизведены членами всего лишь двух пар, интенсивно конфликтовавших друг с другом).

Поднимание крыльев во время долгого крика наблюдается также у чаек из северо-восточного Казахстана (оз. Тенгиз), которых иногда относят к форме *barabensis* или рассматривают в качестве гибридной популяции (*cachinnans* x *barabensis*)[12]. На стадии распада гнездового поселения в период с 21.V по 10.VI 1978 г. в популяции этих чаек было зафиксировано 134 долгих крика. Из них 28 (20.9%) были воспроизведены с поднятыми, широко развернутыми крыльями и 17 (12.7%) – с приподниманием полусложенных крыльев.

Столь резкие различия в моторике гомологичных реакций у хохотуньи, с одной стороны, и у близкородственных ей серебристой чайки и клуши – с другой, не должны

[11] Сейчас этот вопрос решен однозначно отрицательно (Liebers-Helbig et al., 2010). См. сноску 2.
[12] Panov, Monzikov, 2000.

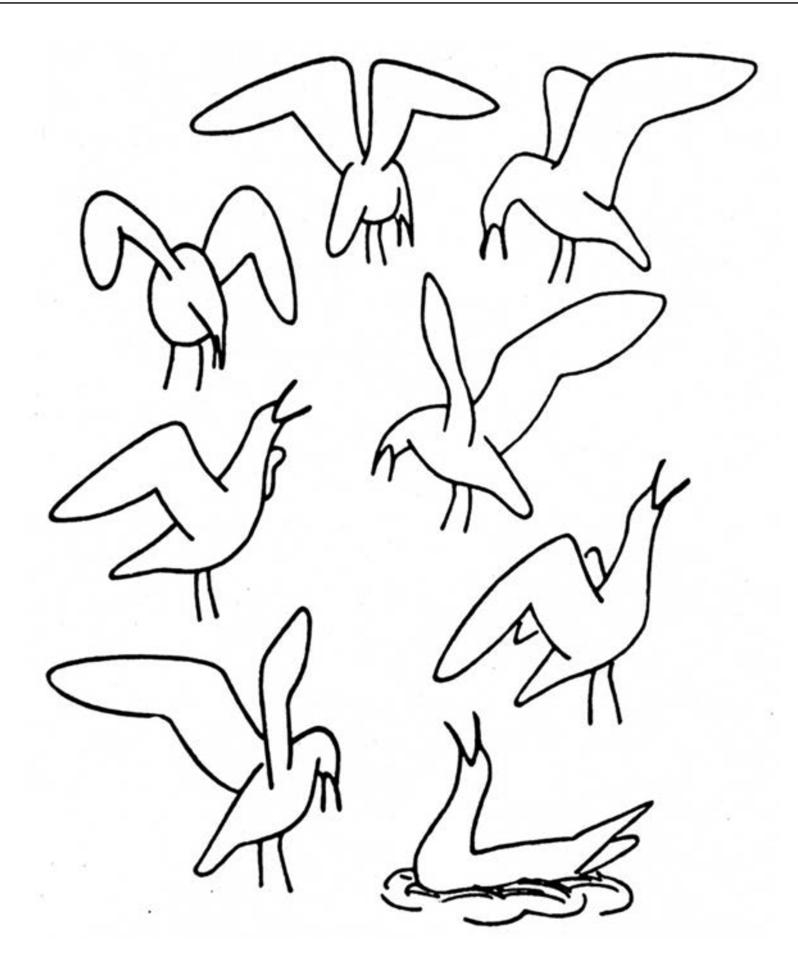


Рис. 13. Наброски поз хохотуньи *L. c. cachinnans* в момент воспроизведения долгого крика (по фотокадрам).

вызывать удивления. Различия такого же порядка и по тому же признаку наблюдаются и у других чайковых. В частности, у поморников поднимание крыльев при долгом крике характерно для большого поморника *Stercorarius* (*Catharacta*) *squa* и среднего поморника *S. pomarinus,* но не описано у короткохвостого поморника *S. parasiticus.* У длиннохвостого поморника *S. longicaudatus* долгий крик сопровождается (хотя не всегда) приподниманием карпальных суставов крыла (Cramp, Simmons, 1983).

Суммируя все сказанное, можно утверждать, что хохотунья представляет собой самостоятельный вид, филогенетически более удаленный от серебристой чайки, нежели от клуши. Не удивительно поэтому сосуществование хохотуньи и серебристой чайки в смешанных колониях при почти полном отсутствии гибридизации между ними (Marion et al., 1985; Eigenhuis, 1985)[13]. О большей близости хохотуньи к клуше, чем к серебристой чайке, свидетельствуют, не только сходство в вокализации первых двух видов, но и некоторые черты моторики их демонстративного поведения. В частности, и у хохотуньи и у клуши при воспроизведении долгого крика в заключительной его фазе вытяну-

[13] См. более ранние сноски.

тая шея нередко «забрасывается» назад к спине, под острым углом к ней (см. рис. 4 и рис. 13). Этот вариант моторных реакций совершенно не характерен для серебристой чайки *L. argentatus.*

Литература

Бутурлин С.А. 1934. Кулики, чайки, чистики, рябки и голуби. Птицы СССР 1. М.-Л. 225 с.

Грабовский В.И. 1987. Закономерности пространственной организации популяций птиц в гнездовой период. Автореф. канд. дисс. М. 24 с.

Дементьев Г.П. 1951. Отряд чайки. С. 372-603 в: Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука.

Долгушин И.А. 1962. Отряд чайки – Lariformes. С. 246-327 в: Птицы Казахстана 2. Алма-Ата: Изд. КазССР.

Зыкове Л.Ю., Панов Е.Н. 1983. Влияние численности и плотности гнездовых поселений на успех размножения у хохотуньи *Larus argentatus cachinnans*. Зоол. ж. 62(1): 1533-1540.

Зыкове Л.Ю., Панов Е.Н., Гаузер М.Е. 1985. Влияние социальных факторов на рост, развитие и выживаемость птенцов при разных типах колониального гнездования у чайковых птиц. С. 47-50 в: Теор. аспекты колониальности у птиц. М.: Наука.

Исаков Ю.А. 1948. О колониальной гнездовании чаек-хохотуний на острове Тараба. С. 33-43 в: Чайка-хохотунья и фламинго на Каспийском море. М.

Литвиненко Н.М. 1980. Чернохвостая чайка. М.: Наука. 144 с.

Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Изд. иностр. лит. 502 с.

Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.

Мераускас П.П., 1987. Звуковые системы сигнализации чайковых птиц. Автореф. канд. дисс. М., 22 с.

Никольский А.А. 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. 199 с.

Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с.

Панов Е.Н. 1983. Методологические проблемы в изучении коммуникативного и социального поведения животных. С. 5-70 в: Пробл. этологии наземн. позвоночн. Итоги науки и техники, сер. зоол. позв. 12. М.: Изд. ВИНИТИ.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1981. Поведение хохотуньи (*Larus argentatus cachinnans*) на поздних стадиях репродуктивного цикла. Зоол. ж. 60(11): 1658-1669.

Самородов Ю.Л. 1985. Экология чайковых птиц Северного Казахстана. Воронеж: Изд. Воронежского ун-та. 146 с.

Степанян Л.С. 1975. Состав и распределение птиц фауны СССР (Неворобьиные, Non-Passeriformes). М.: Наука. 369 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Штреземанн Е. 19S9. Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая-хохотунья-клуша. Тр. Уральск. отд. МОИП 2: 99-115.

Тинберген Н. 1974. Мир серебристой чайки. М.: Мир. 234 с.

Юдин К.А., Фирсова Л.В. 1988. Серебристая чайка. С. 126-146 в: Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука.

Beer C.J. 1975. Multiple functions and gull display. Pp. 16-54 in: Function and evolution in behaviour. Oxford: Oxford Univ. Press.

Cramp S., Simmons K.E.L. 1983. The birds of Western Palearctic 3. Oxford Univ. Press. 913 p.

Eigenhuis K.J. 1986. Hybridisatie van de geelpootmeeuw *Larus cachinnans* in Netherland in 1985. Oriolus 52: 55-58.

Feterolli P.M., Blokpoel H. 1984. An assessment of possible intraspecific brood parasitism in ring-billed gull. Canad. J. Zool. 62: 1680-1684.

Fox G.A, Boersma D. 1983. Characteristics of supernormal ring-billed gull clutches and their attending adults. Wilson Bull. 95(4): 552-559.

Kist J. 1961. «Systematische» beschouwingen naar aanleiding van de waarneming van heuglins geelpootzttvermeeuw *Larus cachinnans heuglin*i Bree, in Nederland. Ardea 49(1-2): 1-51.

Liebers D., de Knijff P., Helbig A.J. 2004. The herring gull complex is not a ring species. Proc. R. Soc. Lond. B 271, 893–901.

Liebers-Helbig D., V. Sternkopf, Helbig A.J., de Knijff P. 2010. The herring gull complex (*Larus argentatus – fuscus – cachinnans*) as a model group for recent Holarctic vertebrate radiations. Pp. 351-370 in Evolution in action (Glaubrecht M. ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

http://gull-research.org/papers/gullpapers1/2010-Herring%20Gulls-Springer%20Verlag.pdf

Marion L, Yйsou P., Dubois Ph., Nicolau-Guillaumet P. 1985. Coexistence progressive de la reproduction de *Larus argentatus* et de *Larus cachinnans* sur les cotes atlantique francaises. Alauda 55: 81-89.

Meise W. 1975. Natьrliche Bastardpopulationen und Spedationprobleme bei Vцgeln. Abh. und Verk. Naturwiss. Ver. Hamburg (NF) 18-19:187-254.

Moynihan M. 1970. Control, suppression, decay, disappearance and replacement of displays. J. Theor. Biol. 29: 85-112.

Panov E.N., Monzikov D.G. 2000: Status of the form *barabensis* within the *«Larus argentatus – cachinnans – fuscus complex»*. British Birds 93(5): 227-241.

Purton A.C. 1978. Ethological categories of behaviour and some consequences of their conflation. Animal. Behav. 26: 633-670.

Ryttman H., Regelstrom H., Jansson H.G. 1979. G- and C-banding in four *Larus* species (Aves). Hereditas 91: 143-148.

Ryttman H., Regelstrom H. Jansson H.G. 1981**.** Genetiska undersoknigar of artsambahdet mellan gratzut *Larus argentatus* och *Larus fuscus*. Var Fagervдrld 40: 239-248.

Shields G.F., 1982. Comparative avian cytogenetics: a review. Condor 84(1): 45-58.

Stegmann B.K., 1934. Ь ber die Formen der grossen Mowen «Subgenus *Larus*» und ihre gegenseitigen Beziehungen. J. Ornithol. 72: 340-380.

Stresemann E., Timofeeff-Ressovsky N.W. 1947. Artenstehung in geographischen Formenkreisen. 1. Der Foimenkreis *Larus argentatus – cachinnans – fuscus*. Biol. Zentr. 66: 57-76.

Teyssedre A. 1984. Comparison acoustique de *Larus argentatus argenteus*, *L. fuscus graellsii, L. cachinnans* (?) *michahellis* et du Goeland argente a pattes jaunes cantabrique. Behaviour 88: 13-23.

Tinbergen N. 1953. The herring gull's world. L.: Collins. 236 p.

32. Структура популяции и поведение одичавших ослов *Equus asinus* на острове Огурчинский[1]

1. Социальная организация

Предок домашнего осла – дикий африканский осел *Equus africanus* в настоящее время находится под угрозой вымирания и включен в Международную Красную Книгу. Некоторые самые общие сведения по биологии этого вида получены Клингелем (Klingel, 1977) в ходе его многолетних исследований дивергенции и эволюции социального поведения Equidae. Эти данные приобретают большой общебиологический интерес в сопоставлении с материалами по одичавшим популяциям домашних ослов в США, куда они некогда были завезены из Средиземноморья (McCort, 1979). Популяция о-ва Огурчинский уникальна, поскольку в силу островного характера она генетически изолирована, и нам точно известна продолжительность ее изоляции.

Нашей первой задачей было выяснить, насколько тысячелетия одомашнивания могли повлиять на социальное поведение домашнего осла, и может ли его популяция, предоставленная самой себе возвратиться к состоянию, характерному для диких популяций предковой формы.

Наблюдения проводили с 6 мая по 1 июня и 3–4 октября 1983 г. на площади около 2 км^2 в южной части о-ва Огурчинский. С запада и с востока район наблюдений ограничен, соответственно, побережьем Каспийского моря и Туркменского залива, а южная и северная границы проведены условно, перпендикулярно длинной оси острова. Большую часть животных опознавали индивидуально – по деталям окраски, родимым пятнам и травмам, полученным в ходе социальных взаимодействий. Наблюдения вели с расстояния около 50 м с помощью 12-кратных биноклей и фиксировали на диктофон. Фотосъемку осуществляли телеобъективом МТО-500. Общее время непосредственных наблюдений составило около 45 *ч*.

Номера взрослых животных даны римскими цифрами, годовалых – арабскими. Самка и ее годовалый детеныш имеют одинаковые порядковые номера, обозначаемые соответственно римскими и арабскими цифрами: I–1, II–2 и т.д. Годовалые самцы имеют следующие номера: 1А, 1Б (старший и младший сыновья самки I), 2, 3, 4А, 4Б (годовалый и новорожденный самцы при самке IV), 5, 6; а годовалые самки, находящиеся при матерях, – 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14. Две годовалые самки, потерявшие матерей, обозначены номерами 15 и 16. Для самцов дана сплошная нумерация: I-IV – одиночные самцы, V и далее – индивидуально опознаваемые холостяки.

Пользуемся случаем принести благодарность В.И. Кузнецову, В.В. Климову и В.И. Грабовскому, предоставившим в наше распоряжение ряд ценных сведений, а также коллективу Красноводского заповедника и его директору В.И. Васильеву за большую помощь в организации наших полевых исследований.

Общая характеристика исследованной популяции

Родоначальники одичавшей популяции домашних ослов на о-ве Огурчинский – несколько животных, оставленных здесь в конце 1950-х гг. жителями туркменского поселка, переселившимися на материк. В декабре 1982 г. при учете с вертолета на острове зарегистрировано 62 особи (Кузнецов, личное сообщение; рис. 1).

В мае 1983 г. на участке наших наблюдений отмечено 14 взрослых самок, не менее 23 самостоятельных самцов (среди которых могли быть и животные в возрасте немногим старше года, недавно покинувшие матерей), 10 годовалых самок, семь годовалых

[1] Е.Н. Панов, Л.Ю. Зыкова. Зоол. журн. 1985 64(5): 750-762; 64(6): 906-913; 64(7): 1071-1083.

самцов и один новорожденный самец. Таким образом, общее число животных равно, по предварительным подсчетам, 55, при соотношении полов 1.3 : 1..0 в пользу самцов.

Данные авиаучета и наши наблюдения показывают, что большинство особей придерживаются середины острова, но не привязаны постоянно к определенным участкам обитания. Зимой 1982 г. и в октябре 1983 г. ослы держались немного севернее той зоны, в которой мы наблюдали их в мае 1983 г. (рис. 1). В пределах этой зоны 3 октября мы обнаружили только стадо из 18 самцов, а примерно в 2 км к северу – четыре небольшие группы (пять самцов-холостяков; самка с годовалой дочерью; самец, самка с годовалой дочерью и самцом-сеголетком; самец, самка с годовалым сыном). Среди последних две самки с дочерьми и по крайней мере два взрослых самца могли принадлежать к числу особей, наблюдавшихся нами в мае. Присутствие особи данного года рождения лишь при одной из трех самок указывает или на возможность прохолостования самок (см. McCort, 1979) или на высокую гибель новорожденных.

По фенотипическому облику изученная популяция заметно отличается от материковой популяции домашних ослов очень высоким процентом светлых (чисто-белых и светло-желтых) особей. Среди самцов, достигших самостоятельности, они составляют не менее 52%, среди взрослых самок – 57%, с учетом всех половозрастных групп – не менее 44%. Доля белых животных в районе пос. Кара-Кала (южная Туркмения) не превышает 26.3%. Заметим, однако, что на острове среди 15 годовалых животных, еще не потерявших связей с матерями, белыми были только один самец и три самки (26.6%). С другой стороны, из двух самцов, родившихся в 1S83 г., один был чисто белым.

Наряду со светлыми животными на острове встречаются и очень темные (с почти черным чепраком или сплошь черно-бурые с белой мордой). Нередок контрастный рисунок в виде черно-бурых ремней вдоль спины и на плечах. Однако свойственная диким *E. africanus* полосатость на ногах, изредка встречающаяся и у домашних ослов в материковой части Туркмении (один случай полосатости на задних ногах), на острове не зарегистрирована.

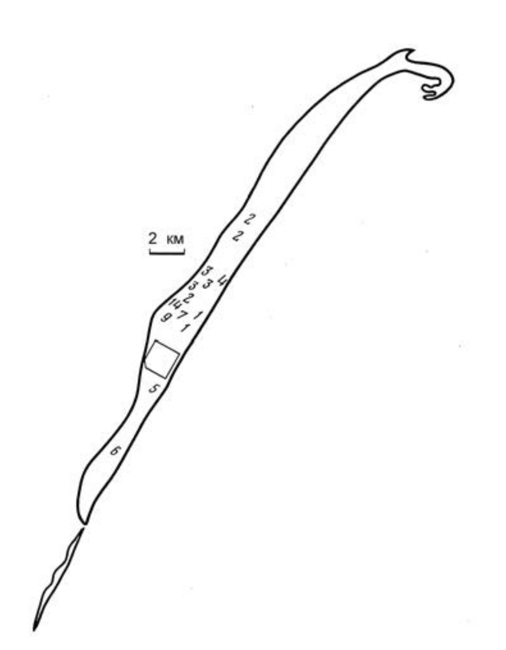


Рис. 1. Размещение группировок ослов на о-ве Огурчинский 15.XII 1982 г. (по данным В.И. Кузнецова). Цифры – число особей в группах; квадрат – район постоянных наблюдений весной 1983 г.

Внутрипопуляционная структура характеризуется непостоянством группировок. Среди самцов лишь немногие склонны к изоляции от прочих особей того же пола. Этих самцов мы условно называем «одиночными». Обычно они опекают самку с детенышем-годовиком или группу таких самок, но часть времени держатся в полном одиночестве. Лишь изредка одиночный самец может на короткое время присоединиться к самцовым группировкам, которые мы по традиции будем называть «холостяцким стадом» (а слагающих его самцов – «холостяками»). Самка со своим отпрыском (иногда с двумя отпрысками разного возраста) – это автономная ячейка, хотя сплошь и рядом такие ячейки объединяются в непостоянные по составу самочьи группы.

Учитывая, что беременность у ослов продолжается около года и что по крайней мере один случай родов имел место в последних числах мая, можно предположительно отнести время наших весенних наблюдений к фазе начала гона.

В последующих разделах статьи мы последовательно рассмотрим социальное поведение одиночных самцов, самцов-холостяков, взрослых самок и годовалых животных – как пребывающих при своих матерях, так и потерявших связи с ними.

Одиночные самцы

Мы располагаем детальными сведениями по двум таким самцам (№ I и II), участки обитания которых были приурочены к району наблюдений, и отрывочными данными по двум другим (№ III и IV), которые заходили сюда лишь эпизодически (рис. 2). Из этих четырех самцов три находились в хорошем физическом состоянии и практически не имели серьезных травм, тогда как самец II (по всей видимости, очень .старый) отличался от всех прочих самцов (как одиночных, так и холостяков) обилием серьезных травм на голове, шее и задних ногах (сломанные и погрызенные уши, кровоточащие раны по обеим сторонам шеи и на бедрах). Общий характер поведения имел много общего у самцов I и III и существенно отличался у самца II.

К числу общих особенностей поведения самцов I и III относятся следующие. 1. Стремление опекать взрослых самок, при которых находятся их дочери. При этом самец не препятствует присоединению к опекаемой им ячейке других самок и молодых самцов, даже если эти самцы сексуально активны по отношению к молодым самкам, не

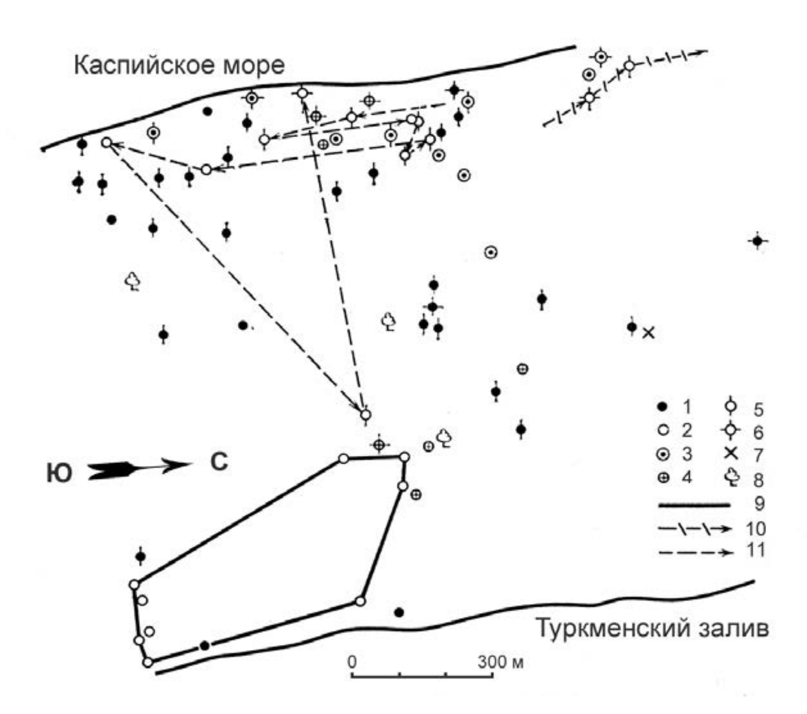


Рис. 2. Места встреч одиночных самцов на экспериментальном участке: 1 – самец I в одиночестве; 2 – то же, самец II; 3 – то же, самец III; 4 – то же, самец IV; 5 – те же самцы в компании с опекаемыми ими самками; 6 – те же самцы в холостяцком стаде; 7 – пылевые купальни; 8 – ориентиры для сопоставления рис. 2 с рис. 3–5; 9 – участок обитания самца II с 7 по 15.V; 10 – маршрут самца II 17.V; 11 –маршруты самца II с 28.V по 1.VI.

находящимся под непосредственной опекой данного одиночного самца. 2. Высокий порог половых реакций и почти полное отсутствие насильственных садок (отмечена лишь одна попытка садки самца I на одну из систематически опекаемых им годовалых самок под № 8). 3. Способность одиночного самца контролировать половую активность холостяков, даже если последние осаждают самку, не находящуюся под систематической опекой данного одиночного самца. 4. Элементы территориального поведения, например, изгнание холостяцкого стада из той части участка обитания самца, где в данный момент отсутствуют опекаемые им или какие-либо другие самки.

На участке обитания самца I в разное время находились 10 самок с детенышами (из них пять – с дочерьми) и три годовалые самки, потерявшие контакт с матерями. Из них только четыре самки (VII–7 и VIII–8) попеременно находились под опекой самца I, причем в основном его интересовали молодые самки 7 и 8. Другие девять самок (IV, XI, 9, 10, 11, 13, 15 и 16), в разное время вызывавшие сексуальный интерес холостяков и годовалых самцов или же опекаемые одиночными самцами II и III, практически не привлекали внимания самца I. Исключения из этого общего правила наблюдались только дважды.

В одном случае (22.V) самец I кратковременно опекал самку 15 после того, как он отогнал от нее группу холостяков, многократно делавших на нее насильственные садки (аналогичный случай наблюдался 25.V, когда одиночный самец III освободил от посягательств холостяков самку 9). Интересно, что, изолировав такую сексуально привлекательную самку, одиночный самец не пытается копулировать с ней; он лишь уводит ее на несколько десятков метров от холостяков и вскоре оставляет, нередко уходя прочь в полном одиночестве.

Второй случай попытки самца I удерживать контакт с самкой, обычно не опекаемой им, произошел 25.V. В этот день мы впервые зарегистрировали у самки IV, до этого ходившей с самцом-годовиком 4А, новорожденного жеребенка 4Б, и наблюдали попытки спаривания с ней нескольких холостяков и одиночного самца II. В этот же день с этой самкой очень кратковременно пытался контактировать и самец I, но его интерес к ней быстро угас и оставался незначительным все последующие дни.

Подобно тому, как самец I постоянно опекал самок VII–7 и VIII–8, игнорируя всех прочих, самец III, когда он не был в одиночестве, держался с самками X–10. Эти самки никогда не вызывали никакой реакции у самца I. Все сказанное может свидетельствовать о том, что связи одиночных самцов с семейными группами самок имеют персональную основу и не могут быть полностью объяснены чисто сексуальными потребностями самца.

Территориальное поведение (в строгом смысле слова) одиночным самцам обычно не свойственно. Случаи активной охраны одиночным самцом опекаемых им самок, наблюдавшиеся нами 5 раз (из них 3 раза – самцом I), мы не относим к проявлениям территориального поведения, которое является скорее охраной местности, чем потенциального полового партнера. Вместе с тем иногда одиночные самцы ведут себя как территориальные животные, изгоняя холостяков из той точки своего участка обитания, где опекаемые самки в данный момент отсутствуют. Мы наблюдали один случай изгнания самцом I одиночного самца (возможно, № III) и два случая изгнания холостятского стада из 17 голов (19.V: 18.30, 20.30). Самец III также изгнал 25.V с окраины своего участка стадо из 19 холостяков. В этих эпизодах группы холостяков убегают, не оказывая одиночным самцам активного сопротивления. Интересно, что вслед за этим одиночный самец может сам присоединиться к холостякам, не проявляя уже никаких признаков агрессивности. Как видно из рис. 3, все четыре одиночных самца время от времени ненадолго присоединялись к холостяцкому стаду.

Одиночные самцы, даже находясь в сфере взаимной видимости, обычно не проявляют каких-либо признаков взаимного интереса или агрессивности (исключение со-

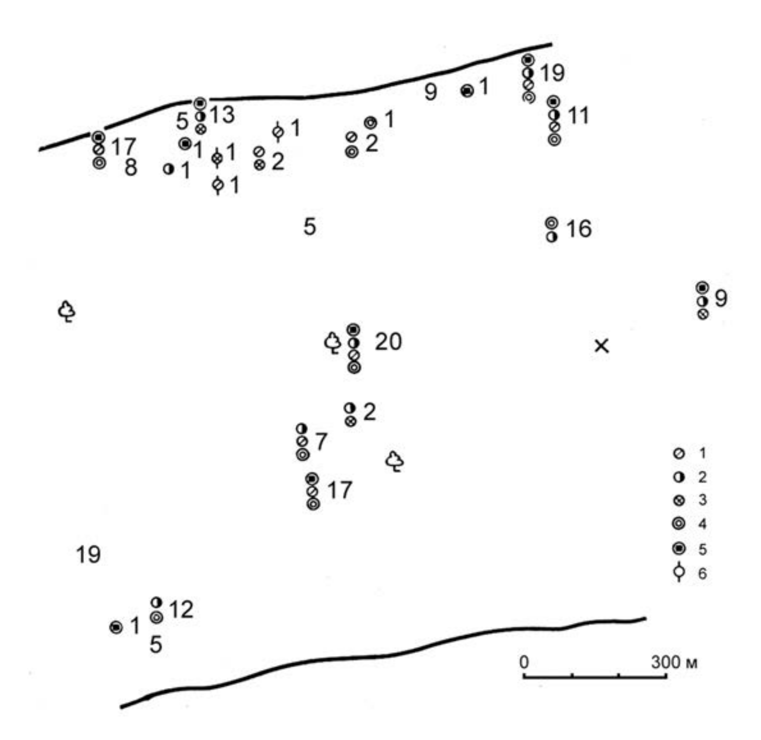


Рис. 3. Места встреч холостяцкого стада и самцов-холостяков: символами обозначены некоторые индивидуально опознаваемые самцы, цифрами – число холостяков в стаде; 1–5 – самцы № V–IX соответственно; 6 – те же самцы, временно опекающие самок (см. текст); прочие обозначения как на рис. 2.

ставлял только самец II, см. ниже). В одном случае, когда два одиночных самца могли реально конкурировать за право опеки над группой самок (XI–11+16), самец III, на постоянном участке которого происходили события, просто подошел к группе, опекаемой самцом IV, и, не встречая сопротивления последнего, увел самок. Хотя мы ни разу не наблюдали серьезного конфликта между одиночными самцами и между ними и холостяками, иногда они, вероятно, имеют место. Так или иначе, но 29.V у самца I сильно кровоточил лоб, а 20.V мы отметили следы крови (возможно, чужой) у него на боку.

От типичной схемы поведения одиночного самца сильно отличалось поведение старого самца II. Для него был характерен низкий порог агрессивных и сексуальных реакций. Этот самец не имел постоянного контингента опекаемых им самок. Он в разное время контактировал с восемью семейными группами, из которых лишь в четырех присутствовали годовалые самки-дочери (другие одиночные самцы опекают только такие группы). С другой стороны, в ряде случаев самец II пытался оспаривать право опеки над самками у других самцов. Так, 17.V он неоднократно пробовал приблизиться к самкам XIV–14, находившимся под опекой одиночного самца III, но каждый раз убегал под угрозой нападения на него со стороны этого самца. 28.V самец II, игнорируя присутствие холостяка VII, временно опекавшего самку IV с ее двумя сыновьями, сделал насильственную садку на эту самку, после чего последовала его длительная драка с самцом VII (см. раздел 3). 1.VI самец II конфликтовал с тем же холостяком из-за самок IX–9. В обоих конфликтах с самцом VII самец II в конце концов одержал верх.

Помимо этих случаев, самец II в разное время пытался спровоцировать конфликты с другими самцами – как одиночным (самец I), так и холостяками (например, с самцами

V, VII; XI: 1.VI) и сам охотно поддавался на многие такие провокации. При этом всплески агрессивной и сексуальной мотивации непредсказуемо перемежались у самца II с более или менее длительными периодами полной социальной апатии (7-16.V, 30-31.V). В целом отсутствие постоянного участка обитания (см. рис. 1), эмоциональная нестабильность и обилие травм – все это, вероятно, может служить показателем определенного этапа в жизни одиночного самца, утрачивающего в преклонном возрасте стабильный статус полноценного производителя.

Самцы-«холостяки»

Максимальное по величине стадо, включавшее 19 самцов, наблюдалось только трижды (в одном случае двадцатым членом стада был одиночный самец I). Поскольку не все самцы опознавались нами индивидуально, общее число холостяков, посещавших район наших наблюдений, может слегка превышать эту цифру. Крупное стадо может расщепляться на более мелкие группы (от двух до 17 особей – рис. 3) без видимых причин или в момент территориальной вылазки одиночного самца (см. выше).

Некоторые самцы-холостяки часть времени ходят поодиночке (самцы V, VII, IX – рис. 3). Среди них есть особи, обычно сексуально инактивные (VIII, IX), тогда как другие постоянно пытаются контактировать с самками (V). В некоторых случаях самцы держатся попарно в стороне от основной массы холостяков, сохраняя пространственный контакт и после прихода в холостяцкое стадо (самцы VI и VII: 1.VI: 11.00-19.00). Однако долговременных персональных связей между холостяками выявить не удалось. Нет в стаде, вероятно, и устойчивой системы иерархии, ибо какая-либо почва для конкуренции обычно отсутствует. Индивидуальные дистанции, как правило, незначительны, животные постоянно вступают в телесные контакты во время взаимного обнюхивания, аллогруминга и гомосексуальных садок. В последнем случае роли активного и пассивного партнера быстро меняются, и садка как таковая едва ли служит механизмом доминирования, как это имеет место у других млекопитающих (например, у приматов). Проявления открытой агрессивности чрезвычайно редки – за исключением тех моментов, когда возникает конкуренция из-за сексуально привлекательной самки, появившейся в сфере досягаемости холостяков (см. ниже).

В то же время некоторые сексуально активные самцы (такие, как V и VII), более других склонные действовать в одиночку, проявляют и больше признаков агрессивности – иногда даже в отношении наблюдателя. Некоторые из них своей самоуверенной манерой поведения способны подавлять других особей, стимулируя их нерешительность и даже страх (так, самец V между 17.20 и 18.20 1.VI угрожал в стороне от холостяцкого стада самцам VIII и IX; интересно, что до этого, 19.V, он в стаде делал садки на того же самца IX и еще на одного холостяка). Хотя самцы V и VII являются, возможно, первыми претендентами на роль одиночных самцов, во время наших наблюдений они явно уступали последним в способности к самоутверждению. Например, 1.VI самец V сразу же уступил подошедшему к нему одиночному самцу IV группу самок, к которой он до этого не подпускал холостяков VII, VIII и других. В соперничестве из-за самок холостяки, даже наиболее активные и агрессивные, уступали даже вступающему в пору дряхлости одиночному самцу II. Например, 28.V самец VII подавил самца II в жестокой драке (см. выше), но вслед за тем все же уступил ему право опеки над семейной группой, с которой сам держался до этого. 1.VI тот же самец VII после коротких взаимных угроз был оттеснен самцом II от самок IX–9.

Можно выделить два основных типа взаимоотношений холостяков с самками: 1) самку преследует один самец, не подпускающий к ней других самцов-претендентов; 2) самку преследуют несколько самцов, которые одновременно пытаются спариваться с ней.

Взаимодействия первого типа мы наблюдали дважды. 28.V самец V долго преследовал недавно родившую самку IV с ее годовалым детенышем-самцом 4А и с новорожденным осленком 4Б. Вскоре самца V оттеснил и сменил самец VII, которого через 1.5 *ч* вытеснил одиночный самец IV, а того вскоре – одиночный самец III. Во взаимодействиях этого типа холостяки получают серьезные травмы. Самца, пытающегося делать садку, самка сильно лягает в область шеи и подбородка, и в это же время другой самец-претендент может нанести ему укус в бедро задней ноги. Такие травмы не характерны для одиночных самцов.

При втором типе взаимодействия самку преследуют сразу несколько самцов, которые при этом обычно не конфликтуют друг с другом. Во время насильственных садок они сильно мешают друг другу. Мы наблюдали три таких случая, причем в двух из них преследуемые самки уже до этого потеряли своих матерей, а в одном – самцы временно отбивали молодую самку у ее матери (см. сообщение III). Самец V, вообще склонный к одиночному преследованию самок, принимал участие по крайней мере и в одном из таких коллективных насилий.

Важно отметить, что, в отличие от того, что мы видим у одиночных самцов, все взаимодействия холостяков с самками происходили на периферии участка обитания одиночных самцов – на морском берегу, куда во вторую половину дня и самцы и самки с детенышами выходят (вероятно, спасаясь от гнуса) из центральных частей острова и где в это время формируется нечто вроде «клуба».

Самки

Из 14 самок 13 к началу наблюдений имели при себе по одному детенышу в возрасте, вероятно, около года, и одна (самка I) –двух детенышей-самцов, из которых один был заметно старше другого и в период наших наблюдений ушел в холостяцкое стадо. Большинство самок, по-видимому, были беременны. Три самки еще продолжали кормить детенышей (в двух случаях – самок, в одном – самца) молоком, попытки четырех других детенышей (двух самцов и двух самок) сосать матерей последние отвергали. Самка IV впервые была отмечена с новорожденным детенышем 25.V, когда ее старший детеныш, годовалый самец, еще держался с ней. Не исключено, что самка VII могла родить в это же время (в этот день у нее было сильно увеличенное вымя), но ее детеныша мы позже так и не видели – возможно, он погиб при родах. В дальнейшем около этой самки продолжала держаться ее дочь 7, покидавшая мать лишь на короткое время в день ее предполагаемых родов.

Участки обитания 11 самок широко перекрывались. Три самки были отмечены в районе наших наблюдений лишь по одному разу и были, таким образом, пришлыми из соседней, более северной части острова. Участки обитания самочьих ячеек VII–7 и VIII–8, которые опекал одиночный самец I, находились целиком в пределах его участка обитания. То же самое можно сказать в отношении самки IV, которую этот самец опекал эпизодически (рис. 4). Участки обитания других восьми самок, постоянно встречавшихся в районе наблюдений, частично находились в пределах участка обитания самца I, а частично – одиночного самца III (и, возможно, самца IV; рис. 5). Одни и те же самки могли быть встречены в составе рыхлых групп как в компании с самцом I, так и с самцом III, но не было ни одной самки, которую опекали бы оба эти самца поочередно.

О существовании персональных связей между самкой и одиночным самцом, на участке обитания которого она держится большую часть времени, свидетельствует ряд фактов. Например, самка XI, связанная, по-видимому, в основном с участком обитания одиночного самца III, не подпускала к себе холостого самца V, проявляла лишь относительную лояльность при попытках ее опеки самцом IV и не показывала никаких признаков агрессивности по отношению к самцу III.

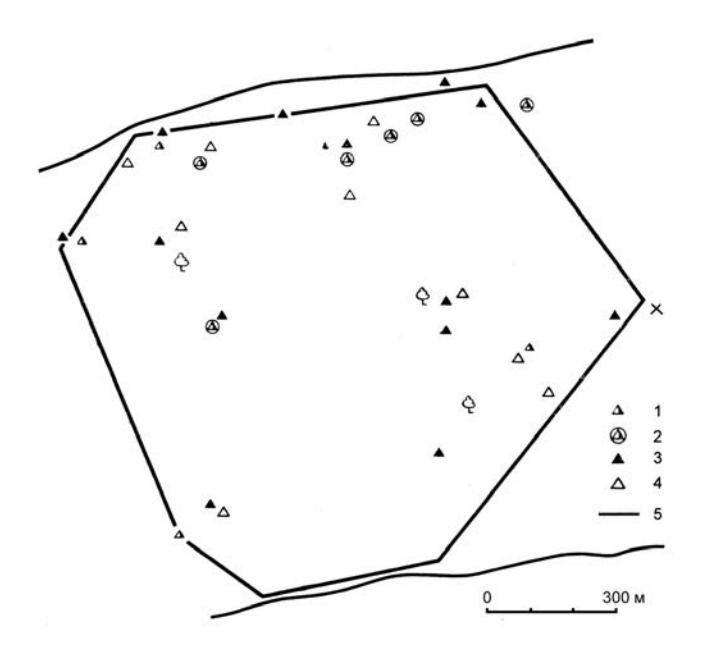


Рис. 4. Места встреч самок, опекаемых одиночным самцом I: 1– самка IV до родов; 2 – самка IV с новорожденным осленком; 3 – самки VII и VIII соответственно; 5 – основной участок обитания самца I.

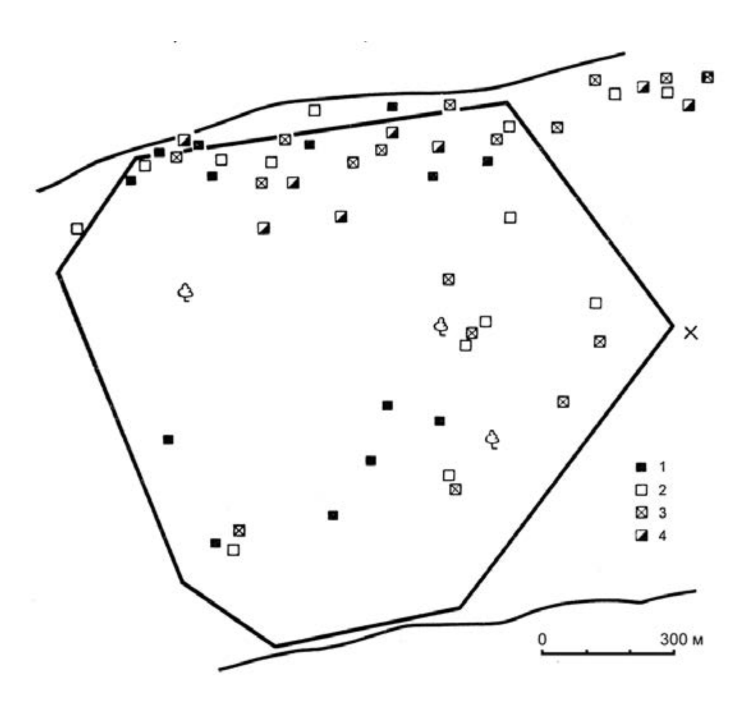


Рис. 5. Места встреч самок I (1), II (2), V (3) и IX (4). Прочие обозначения как на рис. 2 – 4 (см. текст).

Самки образуют группировки весьма непостоянного состава. Самка I, по-видимому, вообще предпочитала держаться в обществе двух своих детенышей-самцов: в девяти случаях из 14 около нее не было других взрослых самок. Только в сопровождении своих отпрысков нередко встречались также самки IV, V и VII, из которых первая родила в последних числах мая. Самки II и III со своими сыновьями нередко держались единой группой или в составе одной и той же более крупной группировки. Максимальное число взрослых самок в группе семь, однако такая группа неустойчива и вскоре распадается на более мелкие, причем некоторые самки могут покинуть группировку самостоятельно, сопровождаемые только своим детенышем.

Одиночный самец, держащийся около группы самок, допускает в нее молодых самцов холостяков (вероятно, лишь недавно ушедших от своих матерей) и никак не пытается поддерживать целостность группы, в лучшем случае опекая лишь одну-две самочьи ячейки. Часто самец покидает такую группу, уходя от нее в одиночестве (даже если здесь есть постоянно опекаемые им самки).

Связь между матерью и ее детенышем-годовиком остается весьма тесной. Во время пребывания в описанных выше группах детеныши-самцы часто образуют игровые группы (обычно из двух особей), но при любой опасности сразу же подбегают к своим матерям. Дочери вообще стараются не отходить от матерей. Вместе с тем самки не препятствуют присоединению к такой семейной ячейке других молодых животных – будь то самцы или самки (см. раздел «Молодняк»). Не только детеныши активно придерживаются своих матерей, но и матери – детенышей.

Мать не отстает от дочери во время преследования ее холостыми самцами (самка IX – 25.V) и не отпускает от себя детеныша-самца, если тот подолгу преследует сексуально активную самку (семейные группы IV–4, V–5 и VI–6, соответственно, 20.V, 20.V и 22.V).

В паре мать–отпрыск часто можно наблюдать аллогруминг, но иногда самка-мать проявляет признаки агрессивности по отношению к сыну или дочери. После родов не отмечается сколько-нибудь существенного изменения в отношениях матери к сыну. Самка никогда не пытается прогнать от себя своего прошлогоднего детеныша. Уход молодых самцов в холостяцкое стадо происходит по их собственной инициативе, а не под влиянием усиления агрессивности матери.

Молодняк

Помимо постоянных взаимодействий с матерью, годовалые особи часто вступают во взаимодействия друг с другом (на почве игр и сексуального поведения) и нередко – с самцами из холостяцкого стада.

Молодые самцы, еще находящиеся при матерях, оказываясь в одной группе, часто подолгу играют друг с другом. Игра включает в себя борьбу (часто с попытками кусания), взаимные садки и погони. Хотя устойчивых персональных связей на почве игр обнаружено не было, не исключено, что игры между молодыми самцами могут способствовать временному увеличению семейной ячейки «мать – сын». В двух случаях мы наблюдали, что молодые самцы, уже расставшиеся с матерью, присоединяются по одному на 2-3 дня к такой ячейке.

Детеныш-самец, временно отходя от матери, часто вступает во взаимодействия с самцами-холостяками. Играя с полувзрослыми самцами, он на 2-й год жизни все чаще покидает мать, и эти отлучки становятся все более длительными. Уход молодого самца от матери в холостяцкое стадо происходит не единовременно, но представляет собой длительный и постепенно развивающийся процесс (наблюдения за самцом 1А с 15.V по 1.VI). Самцы, недавно покинувшие матерей, могут, по-видимому, образовывать небольшие временные группы в стороне от основного холостяцкого стада.

Детеныши-самцы нередко взаимодействуют и со взрослыми холостяками. Обычно эти взаимодействия включают в себя взаимные обнюхивания (см. сообщения II и III) и такие действия со стороны взрослых самцов, которые очень напоминают игровое поведение. Однако, поскольку при этой ритуальной борьбе силы партнеров явно не равны, годовик обычно вскоре уходит от взаимодействия, возвращаясь к своей матери. Взрослые холостяки часто делают насильственные садки на годовиков, что также заставляет последних опасаться их общества. Некоторые годовики особенно часто являются объектами насильственных садок – как со стороны других годовиков, так и взрослых холостяков.

К числу таких сексуально привлекательных особей относился самец 5, который был, в свою очередь, весьма сексуально активен по отношению к молодым самкам (см. ниже). Взрослые самки обычно опасаются больших скоплений холостяков и стараются отойти подальше, уводя за собой своего детеныша – не только дочь, но и сына. В этих и в подобных им случаях при подходе взрослого самца к семейной ячейке самец-детеныш выглядит настороженным, иногда слегка лягает самца, пытающегося обнюхать его или подойти к его матери. В одном случае такой детеныш при всех попытках взрослого самца подойти к самке-матери оказывался (возможно, непреднамеренно) между ней и самцом. В другой раз во время длительных погонь холостяков за недавно родившей самкой IV ее сын не отставал от матери и на бегу многократно сильно лягал преследователей. При передвижениях семейной ячейки лидирующая роль в огромном большинстве случаев принадлежит матери.

Однако в некоторых специфических ситуациях не детеныш следует за матерью, а она за ним. Такая ситуация складывается, в частности, при длительных погонях детеныша-самца за рецептивной молодой самкой. Подобную картину мы наблюдали дважды (в погоне участвовали три молодых самца с их матерями). В обоих случаях объектами преследования были годовалые самки без матерей (см. ниже). 20.V самец 5 при появлении неподалеку самки 15, преследуемой взрослым (возможно, одиночным) самцом, отогнал последнего от самки и после длительных погонь с попытками насильственных садок стал «опекуном» самки 15. На протяжении последующих 1.5 *ч* он многократно делал садки на эту самку, одна из которых закончилась интромиссией, хотя и без фрикций. Самка 15 охотно принимала ухаживания самца и оставалась с парой V–5 вечером того же дня, когда самец 5 снова делал на нее садки в присутствии одиночного самца I. Тот не реагировал ни на поведение самца 5, ни на рецептивную, по всей видимости, самку 15. Эта самка оставалась с особями V–5 в течение еще 2 дней, однако сексуальных контактов между ней и самцом 5 мы больше не наблюдали. Отметим, что самец 5 постоянно сосал мать вплоть до 1.VI, когда наши наблюдения закончились. За это время отмечена попытка его сексуальных контактов с годовалой самкой 11, также сосавшей мать.

Итак, временное расширение семейной группы, состоящей из матери и детеныша-самца, может происходить как за счет присоединения к ней молодых самок, так и молодых самцов. Помимо описанного выше, нам известны еще два случая: присоединение потерявшей мать самки 16 к той же ячейке V–5 (22–24.V) и такой же самки 13 к взрослой самке I с ее двумя детенышами-самцами (28–29.V). В последнем случае инициатива контактов между самкой и старшим детенышем-самцом 1A обычно принадлежала молодой самке, но при попытке самца войти в контакт с ней самка слегка лягала его. Опекавший группу одиночный самец II не проявлял открытой агрессивности к молодому самцу 1A, хотя тот фактически был его конкурентом: самца II интересовала именно самка 13, а не взрослая самка I.

Временное расширение семейной группы возможно также за счет присоединения к паре мать–дочь еще одной годовалой самки. Этот вариант, пожалуй, наиболее обычен.

Так, годовалая самка 15 в разное время по 2–3 дня ходила с парами VII–7 и VIII–8, а самка 16 – с парами X–10 и XI–11. Таким образом, потерявшие матерей самки легко входят в другие семейные группы и столь же легко переходят из одной такой ячейки в другую, не встречая сопротивления ее членов.

Мы видим, что годовалая самка периодически становится сексуально привлекательной для самцов и даже рецептивной. 17.V самка 13, в то время еще находившаяся с матерью, охотно позволяла делать на себя садки одиночному самцу II. Она же вызывала интерес самцов 28.V (в моче самки была кровь), но не подпускала их к себе. 20.V на самку 15 делали садки взрослый (возможно, одиночный) и годовалый самец 5. В этот день самка была рецептивной. 22.V ее устойчиво преследовали многие самцы из холостяцкого стада, которые многократно делали на нее насильственные садки. Однако ни 20.V, ни 22.V с ней не пытался копулировать одиночный самец I, достаточно тесно контактировавший с ней в эти дни. 22.V и 25.V холостяки коллективно преследовали потерявшую мать самку 16, а 25.V – еще пребывавшую с матерью самку 9. Последняя была умеренно привлекательна для самцов также 1.VI, когда она один раз демонстрировала элементы предсовокупительного поведения.

Вместе с тем мы ни разу не наблюдали активного сексуального поведения по отношению к молодым самкам, находящимся в опекаемых одиночными самцами семейных ячейках (самки 7, 8 и 10). При попытках одиночного самца сблизиться с такой самкой она обычно или слегка отходит в сторону или проявляет умеренную агрессивность по отношению к самцу (об этом подробнее – в раделе 3). Некоторые из этих самок еще продолжали сосать матерей (самка 10). Вопрос о половых циклах самок и о стимулах, вызывающих вспышку сексуальности со стороны холостяков, остается открытым. Эти стимулы не вызывают такой же бурной реакции со стороны одиночных самцов. Не исключено, что гипертрофированное сексуальное поведение холостяков по отношению к годовалым самкам обязано интенсивной взаимной стимуляции холостяков, обычно лишенных общества самок и широко практикующих гомосексуальное поведение (см. McCort, 1979).

Наши предварительные данные свидетельствуют о том, что социальная организация одичавших ослов о-ва Огурчинский во многих аспектах сходна с таковой дикого африканского осла *E. africanus.* Судя по данным Клингеля (Kligel, 1972, 1977), это сходство выражается в нестабильности состава групп (устойчивые связи существуют только между матерью и ее отпрыском), в отсутствии стабильной иерархии в холостяцком стаде и лидерства в каких бы то ни было группировках, а также в том, что участки обитания половозрелых самцов не взаимоисключают друг друга. Все названные черты этологической структуры свойственны также двум популяциям одичавших ослов в США (Moelhman, 1979; Woodward, 1979). Вместе с тем Клингель, а вслед за ним и американские исследователи считают, что ослу свойственна территориальность (хотя и в специфической форме, при которой территориальный самец терпит на своем участке других половозрелых самцов). Наши данные не позволяют говорить о территориальности ослов в какой бы то ни было форме, а лишь о тенденции некоторых самцов к эпизодической самоизоляции от прочих самцов, что не мешает им, однако, проводить часть времени в холостяцком стаде.

С данными упомянутых исследователей (см. также McCort, 1979) согласуется факт сезонной смены участков обитания как у одиночных самцов, так и у части самок. О такой же смене у холостяков говорить трудно, поскольку участок обитания холостяцкого стада на о-ве Огурчинский, вероятно, во все сезоны года обширнее, чем участки других взрослых особей (как это описано в статье Маккорта – McCort, 1979).

Данные по популяции одичавших ослов на о-ве Оссабау (США, Джорджия), приведенные в последней работе, рисуют картину социальной организации, резко отличную

от описанной нами и всеми другими авторами. На этом острове, немногим превосходящем по площади о-в Огурчинский, одичавшие ослы *E. asinus* объединены в несколько весьма стабильных групп численностью от четырех до 22 особей. Некоторые группы представляют собой гаремы постоянного состава с одним взрослым самцом, в других, помимо одного доминирующего самца, присутствует по несколько взрослых подчиненных самцов. Часть групп представляет собой стада холостяков. Гаремы и группы с иерархией среди самцов занимают взаимоисключающие охраняемые территории площадью от 0.7 до 5.0 км^2, в среднем – 2.0 км^2 (McCort, 1979). Сравнение наших результатов с данными этой работы затруднено тем, что ее автор не описывает динамики групповой структуры на коротких отрезках времени, в связи с чем неясно, что именно он называет «группой».

Так или иначе сходство наших данных с картиной, описанной для дикого африканского осла, достаточно очевидно. Можно думать, что возврат популяции одичавших ослов о-ва Огурчинский к предковой этологической структуре можно в первом приближении объяснить именно аморфностью этой структуры, характеризующейся минимумом социальных запретов.

2. Репертуар коммуникативных сигналов и типологизация взаимодействий

Плодотворному аналитическому изучению любого объекта должно предшествовать его описание, адекватное задачам данного исследования. Описание столь сложной динамичной системы, как поведение, представляет собой самостоятельную методологическую проблему (Панов, 1983). Это справедливо даже в том относительно простом случае, когда изучению подлежит поведение одиночной особи, изолированной от естественного (в том числе и социального) окружения и помещенной в максимально обедненную среду. Одна из главных трудностей состоит в том, что «система координат», в которой мы собираемся описывать поведение, априорно задана перечнем основных типов активности, которые мыслятся относительно независимыми друг от друга. В действительности эти разные типы активности не только взаимообусловлены множеством функциональных связей, но нередко даже совпадают во времени (Хайнд, 1975: 11-12).

Задача адекватного описания усложняется во много раз при попытке первичного описания коммуникативного поведения, в рамках которого сложные и внутренне противоречивые «системы поведения» отдельных особей складываются в «суперсистему» более высокого порядка. В этом случае процедуры абстрагирования от частных и второстепенных моментов (необходимые в любой исследовательской практике) легко могут обернуться чрезмерным упрощенчеством. Именно это и произошло, вероятно, на том этапе развития классической этологии, когда стало казаться, что коммуникативный процесс можно описать как диалоговый обмен стереотипными «демонстрациями», число которых конечно для каждого данного вида.

В последние годы наблюдается несомненный отход от этих представлений, становящихся архаичными (см., например, Панов, 1978; Никольский, 1983; Rowell, Ollson, 1983). Возникает потребность в выработке каких-то новых «моделей описания» коммуникации, менее противоречивых логически (см. Панов, 1983) и более гибких и удобных в практической работе. Такую модель описания мы представляем себе как неизбежно огрубленную схему реальности, предполагающую отбор существенных элементов из их необозримого числа и расстановку этих элементов относительно друг друга (Пэнто, Гравитц, 1972: 291). Одна из таких моделей (вероятно, не единственно возможная), предложена нами ранее для описания коммуникативного поведения птиц (Панов, 1978).

В настоящей работе сделана попытка оценить применимость данной модели при работе с млекопитающими. Основные принципы, в соответствии с которыми была построена наша модель, сводятся к следующему.

1. Классификация элементов, из которых складывается коммуникативный процесс, построена по иерархическому принципу. Это дает модели чисто логические преимущества перед традиционно-этологической схемой коммуникации (устраняется широкое перекрывание отдельных элементов модели друг с другом – см. Панов, 1983: 19) и, кроме того, сильно увеличивает возможности свертывания информации (элементы более высокого ранга описываются через набор элементов более низких рангов).

2. Классификация элементов проводится скорее по структурным, чем по функциональным признакам. Функциональный анализ деятельности системы проводится после построения структурной модели (см. Purton,1978; Панов, 1983: 17).

3. На стадии функционального анализа не предполагается априорно, что те или иные элементы системы монофункциональны. Исходная позиция состоит в том, что многие коммуникативные сигналы и их комллексы не только высоко полифункциональны (т.е. могут передавать самую различную информацию), но зачастую семантически вырожденны, т.е. в принципе не могут быть дешифрованы приемником сколько-нибудь однозначно. Отсюда следует возможность, что те или иные звенья так называемого коммуникативного процесса не представляют собой поведение целенаправленное, а есть своего рода информационный шум для исследователя. Сказанное, однако, не влечет за собой отказа от дальнейших поисков функциональных объяснений.

В этом разделе мы приводим перечень структурных элементов, которые могут быть существенными в коммуникации одичавших ослов *E. asinus.* Недостаток места позволяет дать здесь лишь самые краткие комментарии к отдельным пунктам данного перечня. Более развернутое описание и анализ компонентов коммуникативного процесса на разных уровнях его организации будут даны в разделе 3.

В основу настоящей работы положены материалы 45-часовых наблюдений (6 мая – 1 июня, 3–4 октября 1983 г.) за индивидуально опознаваемыми животными. Материал и методика описаны выше. Иллюстрации выполнены по фотографиям.

Принцип иерархического описания сигнального репертуара

При рассмотрении обширного спектра событий, слагающих коммуникативный процесс, мы выделяем несколько соподчиненных уровней организации таких событий. В данном случае при анализе моторных компонент поведения удобно постулировать четыре таких уровня (акустических компонент сигнализации мы коснемся ниже): 1) уровень элементарных двигательных актов (ЭДА); 2) уровень сигнальных поз; 3) уровень мимолетных контактов (или взаимодействий) между двумя особями (например, назоназальный контакт); 4) уровень длительных взаимодействий между двумя особями (например, взаимодействие половых партнеров, ведущее к копуляции).

При этом любое событие более высокого уровня включает в себя некоторые события или значительное их число, отнесенные нами к категории всех более низких уровней. Вместе с тем одно и то же событие самого низкого уровня (категория I) может входить в качестве составного элемента в разные события более высоких уровней.

Например, такой ЭДА, как прижимание ушей, является характера элементом предсовокупительной позы самки (событие 2-го уровня), некоторых вариантов назо-назального контакта между самцами (событие 3-го уровня) и драки самцов (событие 4-го уровня). Характерное ритмичное открывание и закрывание рта (ЭДА) наблюдается как у самок, так и у самцов в разных типах межиндивидуальных взаимодействий (назогенитальный контакт, совместное обнюхивание мочевых меток, гетеро- и гомосексуальные садки и т.д.).

Что касается акустической сигнализации, то здесь выделяются всего лишь три сигнала, в силу чего необходимость в иерархической схеме описания отпадает (подробнее об акустических компонентах см. ниже).

Элементы сигнального репертуара и основные типы взаимодействий между особями

Приводимые ниже четыре перечня распадаются на две не вполне равноценные группы. Первые два из них (ЭДА и позы) описывают компоненты индивидуального поведения особи, которые могут иметь место не только в коммуникативных контекстах, но и вне их. Последующие два перечня имеют дело или с элементарными (короткие взаимодействия, контакты) или с более интегрированными (длительные взаимодействия) структурными единицами коммуникативного процесса, т.е. здесь речь идет уже о социальном поведении в строгом смысле этого слова.

Уровни элементарных двигательных актов (ЭДА) и поз

1А[2]. Уши прижаты к области затылка.

2А. Уши в вертикальном положении с легким наклоном вперед.

3А. Голова опущена к земле.

4А. Вытягивание шеи вперед с одновременным раздуванием ноздрей.

5А. Вытягивание шеи вперед с одновременным оскалом зубов.

6А. Голова приподнята под углом около 45–60° на вытянутой шее, губы слегка раздвинуты.

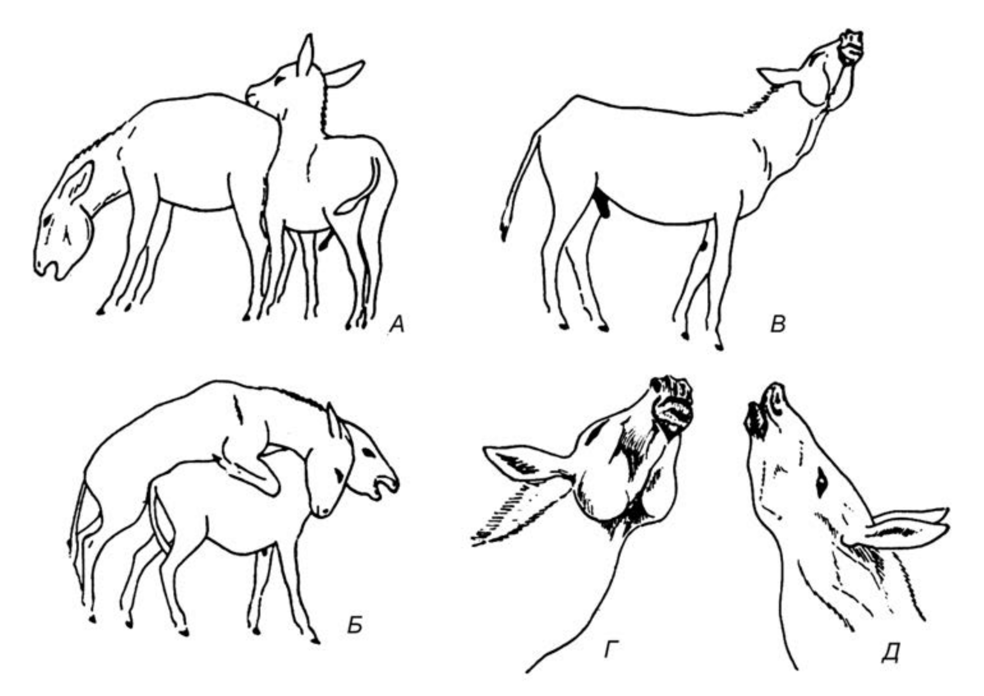


Рис. 6. Ритмичное приоткрывание рта (А у годовалой самки в предсовокупительной позе при контакте с годовалым самцом, положившим голову на ее круп; Б – у годовалого самца при насильственной садке на него другого самца), поза флемования (В) и ее мимические элементы (Г, Д).

[2] Буквы после цифр здесь и далее обозначают: А – акт, П – поза, К – контакт, В – взаимодействие.

7А. Ритмичное приоткрывание и закрывание рта (рис. 6 *А, Б).*

8А. Покачивание головой из стороны в сторону.

9А. Скребки и копание грунта передней (реже – задней) ногой.

У взрослых одиночных самцов – элемент территориального поведения. У самцов всех возрастов – при обнюхивании места уринации самок.

10А. Эрекция и маятникообразное покачивание эрегированного пениса с амплитудой до 75°. В верхнем положении пенис прижимается к животу.

11А. Отведение хвоста от тела, иногда с помахиванием им.

12А. Поджимание хвоста.

Эти и ряд других, более универсальных (например, локомоторных ЭДА) являются характерными элементами следующих поз:

1П. Поза ревущего самца: ЭДА 1, 5, иногда 10 (без маятникообразных движений) и 11, обычно при передвижении рысью (рис. 7 *А, Б).*

2П. «Горделивая» поза самца: характерный элемент – ЭДА 2, иногда – 9; передвижение шагом (рис. 2, *В*) или неторопливой рысью.

3П. Поза флемования: ЭДА 6, иногда (частично) 10 и 11 (рис. 6 *В–Д*).

4П. Поза «зевания»: ЭДА 4 и 8, в положении стоя (рис. 7 *Г*).

5П. Инертная поза (сон стоя). У самцов часто с периодической эрекцией (ЭДА 10).

6П. Предсовокупительная поза самки: ЭДА 1, 3, 7, 11 (рис. 6 *А*).

Частично соответствует позе при уринации у особей обоих полов.

7П. Поза валяния. Наблюдается как у животных, пребывающих в одиночестве, так и в группах, когда несколько особей валяются одновременно или поочередно на одном и том же месте. Существуют традиционные пылевые купальни, периодически посещаемые группировками ослов.

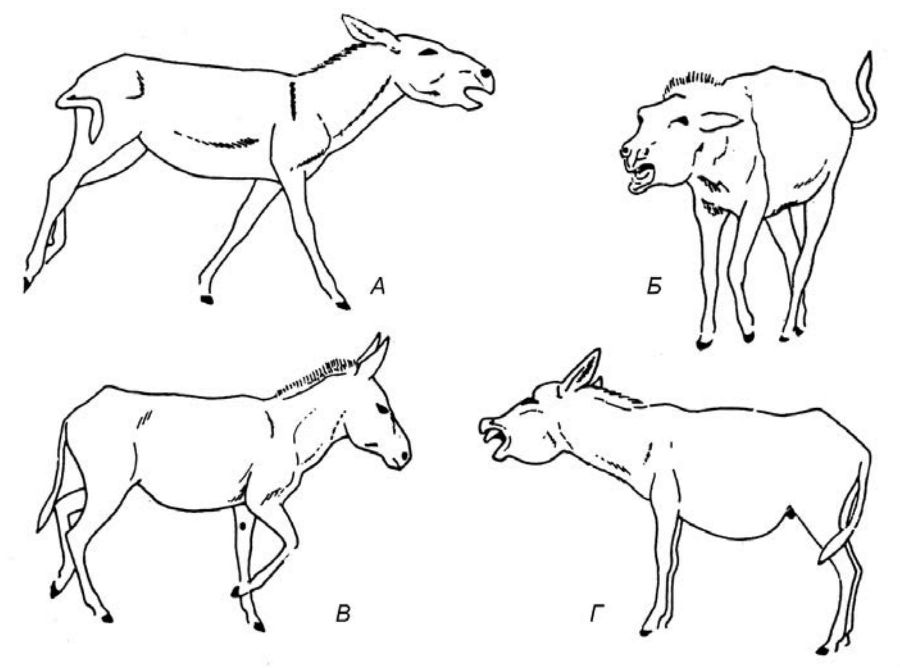


Рис. 7. Некоторые характерные позы *E. asinus: А* – поза рева, вид сбоку; *Б* – то же, вид спереди; *В* – «горделивая» поза одиночного самца; *Г* – поза зевания у годовалого самца.

Акустическая сигнализация

Репертуар вокальных сигналов включает всего лишь три компонента: 1) рев, который оказывается неотделимой частью моторно-акустического комплекса, названного нами «позой рева» (см. выше); 2) вой, напоминающий мычание агрессивно настроенного быка; 3) фырканье, используемое в тревожных ситуациях.

Первые два сигнала используются только самцами, третий – животными всех половозрастных групп. В некоторых случаях отмечаются промежуточные варианты между сигналами 1 и 2, так что последние с некоторыми оговорками можно считать крайними вариантами единого континуума.

Уровни мимолетных контактов и длительных взаимодействий

Характерной особенностью *E. asinus* является обилие прямых тактильных контактов между особями вне зависимости от их пола и возраста. В частности, весьма многочисленные контакты такого рода среди взрослых самцов. Индивидуальные дистанции обычно очень малы, будучи во многих случаях сопоставимыми с длиной корпуса животных, а часто и того меньше. Вместе с тем прямой телесный контакт нередко ведет к попыткам со стороны одного из участников избежать его и, соответственно, к различным действиям, направленным на сохранение минимальной индивидуальной дистанции.

В соответствии со сказанным можно условно выделить три класса контактов и/или взаимодействий разного знака: нейтральные, позитивные и негативные. К числу первых относятся ситуации, в которых две или более особи находятся друг подле друга на минимальных расстояниях, не предпринимая попыток сократить или увеличить индивидуальную дистанцию. К позитивным взаимодействиям относятся случаи пребывания двух особей в прямом телесном контакте, без попыток со стороны хотя бы одной из них уйти или отогнать партнера. Наконец, негативные взаимодействия в конечном итоге приводят к увеличению дистанции между их участниками. Эти категории выделяются условно, поскольку все три типа взаимодействий могут сменять друг друга на коротких отрезках времени (например, позитивное – негативное – нейтральное взаимодействия). С учетом этих замечаний можно выделить следующие варианты мимолетных или относительно кратковременных контактов.

Нейтральные:

1К. Синхронная уринация (с участием двух или трех, редко большего числа особей).

2К. Совместное обнюхивание экскрементов (мочи, реже – кала), оставленных другими особями.

Позитивные:

3К. Назо-назальный контакт.

4К. Назо-генитальный контакт, нередко реципрокный (животные стоят головами в противоположные стороны и каждое обнюхивает ано-генитальную область партнера).

5К. Перебрасывание шеи через холку другой особи (рис. 8 *Б*).

6К. Кратковременный груминг или аллогруминг (рис. 8 *А*).

Негативные:

7К. Помещение головы на круп (реже – на спину) другой особи (рис. 1 *А;* 9 *А*). *Вне ситуаций, предшествующих истинной копуляции*, где данная акция служит стандартным предкопуляционным актом со стороны самца.

8К. Резкое подбрасывание головы, находящейся в соприкосновении с головой партнера.

9К. Подбрасывание крупа (например, в ответ на инспектирование партнером аногенитальной области данной особи или в ответ на акцию 7 К).

10К. Лягание партнера одной или обеими задними ногами (рис. 9, *Г*), реже – передней ногой.

11К. Попытка укусить партнера (за морду – после назо-назального контакта, в шею, плечо или бедро – после других кратковременных контактов типов 4 К – 6 К).

12 К. Насильственная садка (обычно гомосексуальная, у самцов)
(рис. 1 *Б*; 8 *Е*).

Переходя теперь к рассмотрению длительных взаимодействий (В), выделим среди них следующие.

Нейтральные:

1В. Длительное пребывание по соседству друг с другом (часто – в инертных позах).

Позитивные:

2В. Длительный аллогруминг.

3В. Игра с элементами борьбы (рис. 8 *В* – *Е*).

4В. Предкопулятивные взаимодействия и копуляция.

Негативные:

5В. Принудительные гетеросексуальные садки – с участием только одного самца или коллективные (рис. 9 *Б, В)*.

6В. Агонистические взаимодействия самцов в случае конкуренции из-за самки.

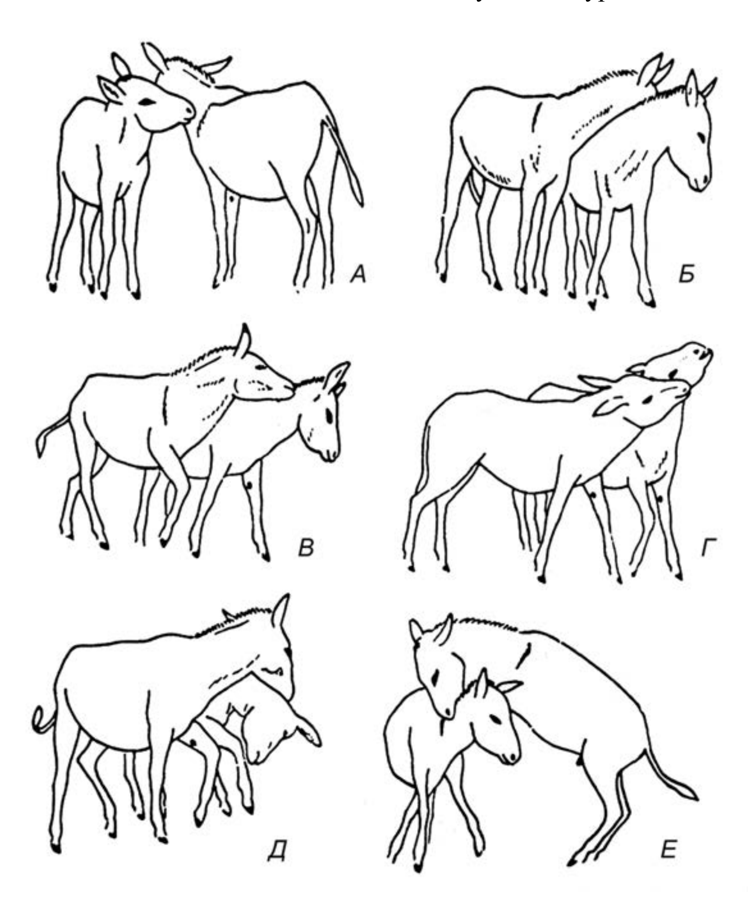


Рис. 8. Разные варианты прямого телесного контакта между матерью и годовалым отпрыском (А, Б) и между годовалыми самцами (В – *Е*)*: А* – аллогруминг, Б – перекидывание головы через холку партнера, В – Д – игровая борьба, Е – насильственная садка сбоку во время игры.

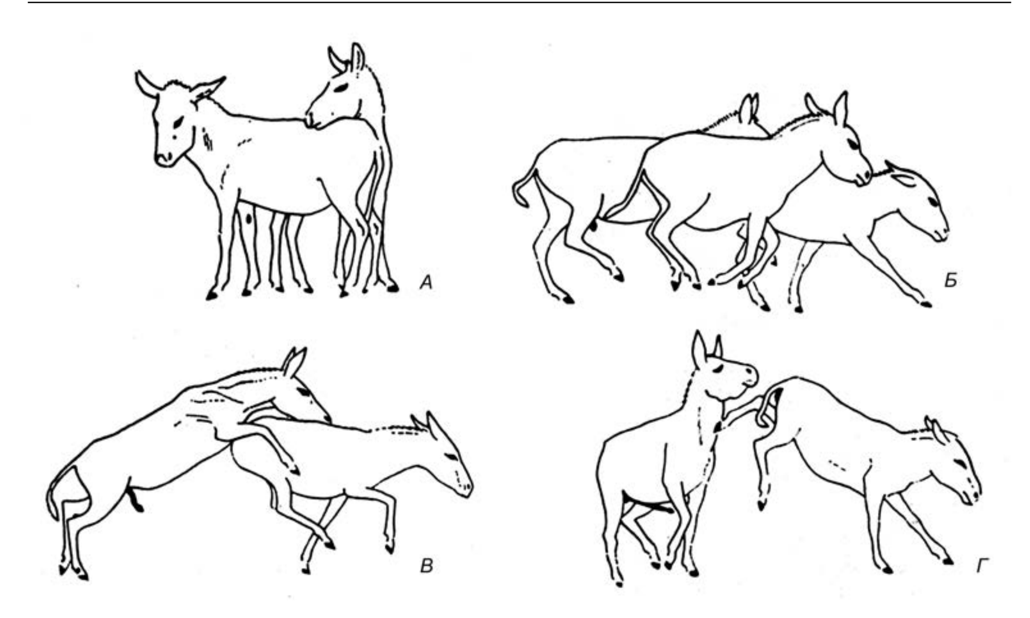


Рис. 9. Различные типы взаимодействий: *А* – одиночный самец кладет голову на круп холостяка, прежде чем сменить последнего в роли опекуна группы самок; Б – коллективная погоня самцов-холостяков за годовалой самкой; В – насильственная садка самца-холостяка на годовалую самку во время ее преследования; Г – годовалая самка лягает самца-холостяка, пытающегося сделать на нее насильственную садку.

В заключение этого краткого описания коммуникативных средств *E. asinus* мы хотим еще раз подчеркнуть неизбежный схематизм в любой процедуре расчленения континуального «потока поведения» (Хайнд, 1975) на дискретные элементы. Какой бы способ классификации элементов мы ни выбрали, процедура разбиения всегда будет условной, о чем исследователь не должен забывать на последующей стадии работы с полученными им перечнями.

Отсутствие сколько-нибудь резких и однозначных границ между моторными комплексами, тесно связанными, на первый взгляд, с разными и, казалось бы, достаточно специфическими активностями, лучше всего можно проиллюстрировать на примере социального поведения молодых самцов *E. asinus.* Здесь обнаруживаются все варианты переходов между комфортной (аллогруминг), игровой и сексуальной активностями, причем игра во многих своих звеньях имитирует также комплексы агонистического поведения и временами переходит в более жесткие формы борьбы (рис. 3). Последовательность действий при встрече двух самцов-годовиков обычно выглядит в схеме следующим образом: кратковременный телесный контакт (варианты 5 К – 6 К) – игровая борьба – гомосексуальная садка, часто (хотя и не всегда) сопровождаемая эрекцией у одного или обоих партнеров – реципрокная садка – попытка одного из партнеров уйти от взаимодействия и преследование его другим партнером – борьба с игровыми укусами, которые зачастую становятся гораздо более серьезными. Отсюда – значительные трудности не только в разграничении разных типов активности, но и в оценке преобладающих в данный момент мотиваций, а также знака взаимодействия (нейтральное, позитивное или негативное). Именно в последнем пункте особенно велика опасность субъективных, наивно-антропоморфических оценок.

Отметим также недостаточную работоспособность принципа «конфликта мотиваций», выдвинутого в классической этологии при изучении поведения птиц, но явно не

операционального при работе с социальными млекопитающими – такими, например, как представители семейства Equidae. Из всего сказанного следует, что проблема адекватного описания социального и коммуникативного поведения животных продолжает оставаться открытой, и здесь необходима дальнейшая напряженная работа.

Мы полагаем, что разумной стратегией описания событий, происходящих в социуме, является метод «циклического описания». Сначала дается общая картина событий в жизни социума на длительных промежутках времени. На этом этапе выделяются носители специфических социальных ролей и рассматриваются события самого высокого уровня интеграции, которые можно назвать «длительными взаимодействиями» (в качестве примера см. Панов, Зыкова, 1985). Затем мы сразу переходим к выделению событий самого низкого ранга. Это так называемые «элементарные двигательные акты» (ЭДА – см. Панов, 1978). Они выявляются при анализе индивидуального поведения особи как в явно коммуникативных контекстах, так и вне их, например, у животных, находящихся в одиночестве. Сами эти ЭДА совсем не обязательно служат полноценными коммуникативными сигналами, однако в различных комбинациях друг с другом они складываются в интегрированные комплексы, названные нами «единицами коммуникации» (структурные элементы второго и более высоких уровней интеграции).

Имея перечень таких элементов, мы можем теперь перейти к описанию коротких взаимодействий между двумя и более особями, сохраняя при этом лаконизм, необходимый для дальнейшей работы с полученными описаниями. Далее можно показать, как именно короткие межиндивидуальные контакты складываются в длительные взаимодействия, характеризующие долговременную картину жизни социума. Здесь круг замыкается, и мы возвращаемся к исходной, синтетической фазе описания нашего объекта (социума).

Мы полагаем, что предлагаемый подход позволит избежать как чрезмерно общих, поверхностных описаний видоопецифической социальной организации, так и элементаристских схем, в которых анализ социального поведения сводится к перечням элементарных коммуникативных сигналов-демонстраций.

3. Использование сигнальных средств в коммуникативном процессе

В этом разделе мы подробно рассмотрим встречаемость некоторых наиболее характерных сигналов, перечисленных в предыдущем разделе, с анализом их использования особями разных возрастных и половых групп (пять категорий индивидов, указанных в первом разделе статьи). Мы проанализируем место этих сигналов в структуре кратковременных контактов и длительных взаимодействий. Будут рассмотрены функциональные аспекты сигнализации и коммуникации и предпринята попытка связать индивидуальное поведение как генератор коммуникативных сигналов (ЭДА, позы) с социальным поведением, организующим популяцию в единое функциональное целое средствами всевозможных взаимодействий между индивидами (см. Панов, 1983).

Мы затронем не все, а лишь наиболее часто встречающиеся варианты событий (ЭДА, позы, короткие контакты и длительные взаимодействия) из числа упомянутых в предыдущем разделе, сохранив использованные там обозначения разных классов событий цифрами и буквами.

Элементарные двигательные акты как источник коммуникативных сигналов

1. Ритмичное приоткрывание рта (ЭДА 7А) – обязательный элемент предсовакупительной позы самки в момент ее готовности принять самца и во время садки. Эта поза

наблюдалась 11 раз у двух годовалых самок при их половых контактах с тремя самцами (два одиночных, один – годовалый). Вместе с тем тот же ЭДА наблюдается вне целостного комплекса элементов, формирующих предсовокупительную позу самки, и не только у самок, но и у самцов всех трех демографических категорий. В качестве самостоятельного сигнала ЭДА 7 мы наблюдали 8 раз у четырех годовалых самок: в пяти случаях в момент обследования самцом ано-генитальной области самок, в двух случаях – в ответ на приближение самца (при разных дистанциях между ним и самкой), в одном случае – после неудачной попытки годовалой самки достичь вымени матери. У самцов (один одиночный, один холостой, два годовалых) этот ЭДА отмечен 7 раз: при одновременном обнюхивании двумя или более особями экскрементов (см. ниже) – 2 раза; при назо-назальном контакте – 1 раз; при гомосексуальной садке у пассивного партнера – 1 раз; при помещении головы одного самца на круп другого – 2 раза (у пассивного партнера, каковым в обоих случаях были разные самцы). Из этих семи наблюдений четыре относятся к одному и тому же годовику.

2. Эрекция пениса у самцов (ЭДА 10А) наблюдается как в гетеросексуальных, так и в гомосексуальных взаимодействиях, а также (и очень часто) – вне каких-либо непосредственных взаимодействий (например, в инертной позе, когда появление этого ЭДА носит явно циклический характер). Эрекция возникает иногда у самца, обнюхивающего место уринации самки и очень редко – у годовалых самцов при ано-генитальных контактах с их матерями. Важно отметить, что этот ЭДА зачастую отсутствует во взаимодействиях, при которых половая мотивация должна быть, казалось бы, максимальной. Речь идет о совместных погонях нескольких самцов (обычно – холостяков) за самкой, на которую они многократно делают насильственные садки. При этом у одних самцов наблюдается очень сильная эрекция, а у других она может полностью отсутствовать даже в момент садки. У одного и того же самца в ходе одного данного эпизода эрекция то появляется, то исчезает.

Сказанное относится и к гомосексуальным взаимодействиям, весьма обычным в холостяцком стаде и при играх между годовалыми самцами. Здесь обычны садки без эрекций, хотя в одном случае мы наблюдали даже длительные попытки интромиссии при садке одного годовалого самца на другого. Интересным моментом является синхронная эрекция у холостяков, подолгу пребывающих в инертных позах неподалеку друг от друга (дистанция между самцами при этом часто сопоставима с длиной корпуса животных). В таких ситуациях синхронная эрекция может возникать одновременно у пяти самцов и более. Иногда вслед за эрекцией у одного из соседей следует его внезапное нападение на другого, что сразу же вызывает сильную эрекцию у последнего (2 случая). Эрекция может возникать также у одиночного самца в момент его близкого подхода к наблюдателю. Во всех этих случаях не исключена связь данного ЭДА с агрессивными мотивациями.

Сигнальные позы

Переходя к описанию сигнальных комплексов второго уровня (поз), рассмотрим четыре из них: позу ревущего самца (1П), горделивую позу (2П), позу флемования (3П) и позу зевания (4П).

1. Поза рева (1П) чаще всего наблюдается у одиночных самцов (55 наблюдений, 4 особи) и обычно адресована самкам, опекаемым ими.

Такой самец время от времени совершенно непредсказуемо начинает реветь, вытянув вперед шею и прижав уши к голове, и одновременно бежит в сторону пасущихся неподалеку самок, которые при этом сбиваются в тесную группу и пробегают до 10 м и более по направлению бега самца, как бы убегая от него. У самца в этот момент иногда наблюдается неполная эрекция, и в большинстве случаев его пробежка заканчивается

попыткой положить голову на круп той или иной из опекаемых им самок. Иногда точно такая же пробежка самца направлена не в сторону самок, а к пасущимся неподалеку другим самцам, которые или отбегают в сторону или не реагируют на приближение ревущего самца. В других случаях описанные действия одиночного самца выступают в качестве территориального поведения, переходя в горделивую позу и в преследование холостяков (см. ниже). При сближении с третируемым самцом ревущий самец также пытается положить голову на его круп.

Аналогичное поведение отмечается при гетеро- и гомосексуальных (агонистических) взаимодействиях у холостяков и у годовалых самцов, но значительно реже, чем у одиночных самцов. Всего у холостяков мы наблюдали его 29 раз, в том числе 16 раз у четырех индивидуально опознаваемых особей, т.е. более чем втрое реже, чем у одиночных самцов. Здесь поза рева предшествует коллективным погоням за самкой, сопутствует временной их опеке (как у одиночных самцов) или ведет к открытым конфликтам в конкуренции из-за самок, т.е. имеет одновременно и сексуальную и агрессивную окраску. У трех годовалых самцов такое поведение наблюдалось всего четыре раза. Интересно отметить, что у домашних ослов поза рева, как правило, не сопровождается пробежкой.

Акустический сигнал, сопровождающий описанное поведение, может иметь четкие индивидуальные особенности (как это документировано нами для домашних ослов). Именно это может служить объяснением того случая, когда стадо холостяков из 12 особей убежало сразу же в ответ на рев одиночного самца III. За счет возможности индивидуального опознавания холостяками одиночного самца по его внешнему облику можно отнести, вероятно, и другие случаи бегства или явного подчинения последних одиночному самцу (например, в тех случаях, когда тот в позе рева приближается к месту коллективного насилия над самкой, сразу же изолируя ее от группы осаждающих ее холостяков – два наблюдения по двум разным одиночным самцам).

2. Мы трижды наблюдали бегство холостяцкого стада в ответ на появление на расстоянии до 50 м от него одиночных самцов I и III в гореливой позе (2П). Эта поза следует (хотя и не всегда) за пробежкой в позе рева. Однако горделивая поза, вообще свойственная одиночным самцам, совершенно не обязательно действует на других самцов отпугивающим образом. Иногда одиночный самец приближается в этой позе к холостяцкому стаду, не вызывая бегства тамошних самцов, а затем подолгу пасется с холостяками и взаимодействует с ними, вступая в кратковременные контакты нейтрального и позитивного характера (см. ниже). Изредка горделивая поза наблюдается у годовалых самцов во время игр, например, у того из партнеров, который выиграл очередной тур игровой борьбы и после этого направляется в сторону уходящего от него партнера.

3. Поза флемования (3П) наблюдалась только у самцов. В 57 случаях описаны ситуации, которым сопутствует эта поза или серия таких поз. У четырех одиночных самцов она отмечена 14 раз: 9 – неподалеку от самок (двух взрослых, четырех годовалых), 2 – после садок на годовалую самку, 3 – в ответ на запах мочи самок. У холостяков поза флемования зарегистрирована 32 раза, в том числе 9 раз – у четырех индивидуально опознаваемых особей. В отличие от одиночных самцов, здесь флеминг как реакция на непосредственное присутствие самок не отмечался вообще, а на запах их мочи – только трижды. Вместе с тем флемование обычно при гомосексуальных контактах в холостяцком стаде – после помещения головы одного из самцов на круп другого (трижды), после гомосексуальной садки (дважды), после конфликта (один раз). В этих ситуациях флеминг наблюдается или только у пассивного партнера или же у обоих. Во многих случаях флеминг возникает как неспецифическая реакция в момент встречи ранее разобщенных групп холостяков или без всякой видимой причины. Иногда в этих ситуациях одновременно или в быстрой последовательности флемуют несколько самцов. Так, всего лишь за 4 мин в группе примерно из 15 особей флеминг отмечен 8 раз.

У годовалых самцов мы наблюдали флемииг 11 раз (у трех особей, причем 8 раз – только у одного из них). В 8 случаях это была реакция на запах мочи самки, в одном случае – на запах мочи старшего брата и в двух случаях – на непосредственное присутствие самки. Наиболее выразительную реакцию флеминга (длительностью 25 и 15 с) мы наблюдали у одиночного самца II после неудачной садки на годовалую самку. У годовалого самца 5 при его девяти тесных контактах с рецептивной годовалой самкой (три попытки садок и шесть садок, одна из которых с интромиссией) флеминг отмечен только один раз.

4. В отличие от трех ранее описанных поз, поза зевания (4П) входит в репертуар поведения и самцов (пять наблюдений для взрослых самцов, два – для годовиков) и самок (по два наблюдения для взрослых и для годовалых особей). Обычно эта акция следует сериями из четырех-пяти действий, с промежутками между ними порядка минуты и менее. Поза зевания наблюдается чаще в период инактивности и явным образом не связана с каким-либо определенным коммуникативным контек стом.

Короткие взаимодействия («контакты»)

При кратком описании репертуара сигнальных средств и структуры коммуникативного процесса мы условно выделили классы мимолетных и длительных взаимодействий. Рассмотрим сначала первый из них.

1. Синхронная уринация (1К) чаще наблюдается в парах мать – годовик (в четырех описанных случаях годовиком был сын, в одном – дочь). Дважды такое поведение описано в парах самцов (холостяк – холостяк; холостяк – годовалый самец). Возможны, вероятно, и случаи синхронной дефекации. Синхронность подобного рода акций указывает на то, что поведение в момент экскреции играет роль визуального (и, возможно, ольфакторного) сигнала и может нести определенную коммуникативную и сигнальную функции.

2. Здесь уместно упомянуть о таком типе поведения, как одновременное обнюхивание чужих экскрементов (2К) двумя особями и более. При этом животные нередко почти соприкасаются мордами (как и при описанных ниже назо-назальных контактах). Из восьми зарегистрированных случаев в пяти принимали участие по два-три холостяка (в трех из них – также по одному самцу-годовику). Другие комбинации: одиночный самец – самец-годовик, два самца-годовика, самец-годовик и годовалая самка, потерявшая мать. В последнем случае животные обнюхивали место уринации другой годовалой самки.

3. Распределение частоты назо-назальных контактов (3К) при взаимодействиях особей разного пола и возраста показано в табл. 1. Мы видим, что типичный назо-назальный контакт – взаимодействие сравнительно редкое и совершенно не свойственное взрослым самкам. Основная часть таких контактов имеет место между самцами. В зависимости от общего контекста назо-назальный контакт при первой встрече может вести или к дальнейшим телесным контактам (например, назо-генитальным) и к сохранению нейтралитета или же к открытому антагонизму. Последнее наблюдалось дважды после назо-назального контакта одиночного самца II с двумя разными холостяками, причем в одном случае самец II в момент такого контакта укусил своего партнера за верхнюю губу (это произошло после половых контактов самца II с годовалой самкой, так что холостой самец выступал в роли сексуального конкурента).

Назо-назальный контакт между одиночными самцами и годовалыми самками может предшествовать последующим предкопуляционным взаимодействиям. В одном случае в момент назо-назального контакта с самцом у самки отмечено ритмичное приоткрывание рта, за которым последовала предсовокупительная поза самки и (вскоре) садка.

4. Другой формой поведения при сближении особей является назо-генитальный контакт (4К, табл. 2), который может быть и реципрокным: стоя головами в разные

Таблица 1. Назо-назальные контакты с участием особей разных половозрастных групп (18 контактов)

Особи	Одиночные самцы	Холостые самцы	Годовалые самцы	Взрослые самки	Годовалые самки	Всего
Одиночные самцы	–	3	1	–	3	7
Холостые самцы	(3)*	4	2	1	–	11
Годовалые самцы	(1)	(3)	3	–	–	6
Взрослые самки	–	(1)	–	–	1	2
Годовалые самки	(3)	–	–	(1)	–	4
Всего	7	11	6	2	4	

* В скобках – повторение цифры, уже приведенной в другой клетке.

Таблица 2. Назо-генитальные контакты с участием особей разных половозрастных групп

Активные партнеры	Пассивные партнеры					
	Одиночные самцы	Холостые самцы	Годовалые самцы	Взрослые самки	Годовалые самки	Всего
Одиночные самцы	–	1	2	1	8	12
Холостые самцы	–	1	2	–	–	3
Годовалые самцы	–	1	–	2	2*	5
Взрослые самки	1	–	–	–	1**	2
Годовалые самки	–	–	–	–	–	–
Всего	1	3	6	11	1	22

* В одном случае контакт между сыном и матерью.
** Взрослая самка кратковременно обнюхивала ано-генитальную область дочери после садок на нее одиночного самца II

Таблица 3. Реакция «голова на круп» с участием особей разных половозрастных групп

Активные партнеры	Пассивные партнеры					
	Одиночные самцы	Холостые самцы	Годовалые самцы	Взрослые самки	Годовалые самки	Всего
Одиночные самцы	–	8	2	5	7	22
Холостые самцы	2	11	2	–	–	15
Годовалые самцы	–	1	2	4	3	10
Взрослые самки	–	–	–	–	–	–
Годовалые самки	–	–	–	1	–	1
Всего	2	20	6	10	10	48

* Холостые самцы пытаются класть голову на круп временно опекаемых ими самок (обычно – после пробежки в их сторону в позе рева), однако самки не подпускают временных опекунов вплотную, в отличие от систематически опекающих их одиночных самцов (см. сообщению 1).
** Во всех случаях активным партнером был годовалый самец, а пассивным – его мать.
*** Активный партнер – годовалая самка, пассивный – ее мать.

стороны, животные инспектируют друг у друга ано-генитальные области. Из табл. 2 следует, что активными партнерами при назо-генитальных контактах чаще всего являются одиночные самцы (в 9 из 12 случаев это был один и тот же самец II), а пассивными – годовалые самки (четыре разные особи). Самки практически (за редкими исключениями) не выступают в роли активных партнеров, а одиночные самцы – в качестве пассивных.

5. Назо-генитальный контакт, предполагающий приближение активного партнера к пассивному сзади, имеет в этом смысле много общего с другим типом мимолетного взаимодействия, когда одна особь помещает (или пытается поместить) голову на круп

другой (7К, табл. 3). В этих случаях, как и при назо-генитальном контакте, пассивный партнер нередко проявляет беспокойство и умеренную агрессивность в отношении второго участника взаимодействия (подбрасывание крупа, лягание и т.д.– см. ниже).

Из табл. 3 следует, что в описанных коротких взаимодействиях роль активных партнеров чаще всего играют одиночные самцы, тогда как в качестве пассивных одинаково часто выступают холостые самцы и самки. Таким образом, реакция «голова на круп» является в одних ситуациях элементом поддержания контакта между самцом и опекае-

Таблица 4. Элементы агрессивного поведения при кратковременных взаимодействиях между особями разных половозрастных групп

Особь, стремящаяся увеличить индивидуальную дистанцию	Особь, вынуждаемая увеличить индивидуальную дистанцию	Количество проанализированных взаимодействий	Действия, направленные на увеличение индивидуальной дистанции		
			лягание (в скобках подбрасывание крупа)	укус	угрожающее движение корпусом и (или) головой
Взрослые самки (6)	Одиночные самцы (4)	7	3(1)	1	3
Взрослые самки (3)	Молодые самцы, их сыновья (4)	9	5	–	3
Взрослые самки (4)	Молодые самки, их дочери (4)	9*	1(1)	4	–
Годовалые самки (4)	Одиночные самцы (3)	5	4(1)	–	–
Годовалые самки (2)	Годовалые самцы (3)	11	11	–	–
Годовалые самки (1)	Взрослые самки, их матери (1)	1		1	–
Всего		42**	24(3)	6	6
Одиночные самцы (1)	Одиночные самцы (1)	1	1	–	–
Одиночные самцы (3)	Холостые самцы (5)	5	(1)	2	1
Одиночные самцы (1)	Годовалые самки (1)	1	1	–	–
Холостые самцы (7)	Одиночные самцы (4)	9	7	1	–2
Холостые самцы (7)	Холостые самцы (6)	13	4(1)	3	5
Годовалые самцы (3)	Одиночные самцы (3)	4	3	–	–
Годовалые самцы (4)	Холостые самцы (4)	11	5	–	4
Годовалые самцы (1)	Взрослые самки, их матери (1)	1	1	–	–
Всего		45	22(2)	6***	12

* Из них три случая агрессии матери по отношению к своей дочери в промежутках между попытками копуляции с ней одиночного самца II.
** Не учитываются длительные взаимодействия при погонях холостых самцов за самками, при которых последние систематически лягают своих преследователей.
*** В отличие от легких укусов, наносимых самками в область шеи и ног, самцы часто жестоко кусают соперников за уши, бедра и плечи.

мой им самкой (или самками), а в других – инструментом относительного доминирования (peck dominance; напомним, что система устойчивой иерархии типа peck order в изученной нами популяции отсутствует – см. раздел 1).

У активного партнера иногда вслед за помещением им головы на круп другой особи (независимо от ее пола) возникает эрекция, что может говорить о всплеске сексуальной мотивации за счет тактильной стимуляции области подбородка. Ответом со стороны пассивного партнера на адресованное ему действие «голова на круп» чаще всего является уход от взаимодействия, нередко – умеренная угроза (подбрасывание крупа и лягание задней, реже – передней ногой), а у годовалых самцов – ритмичное приоткрывание рта.

Назо-назальные, назо-генитальные контакты и помещение головы на круп другой особи в общей сложности отмечены 95 раз, что свидетельствует о высокой частоте прямых телесных контактов с участием особей всех возрастных и половых групп. Помимо описанных, вполне обычны и другие, менее стереотипные варианты телесного контакта: прикосновения мордой к различным участкам тела другой особи (обычно – к шее), переходящие или в аллогруминг, или в схватывание гривы партнера зубами. В последнем случае возможен переход к игровой борьбе, к имитации полового поведения и т.д.

6. В парах мать – годовалая особь (будь то самец или самка) весьма обычны взаимные телесные соприкосновения, перекидывание головы через шею, холку или спину (изредка – через круп) партнера, с переходом этих акций в мимолетный или достаточно длительный аллогруминг. Интересно, что парный аллогруминг разной длительности наблюдается также между самцами-годовиками, между ними и самыми молодыми членами холостяцкого стада, а также между взрослыми холостяками.

7. В отличие от самцов, самки (как взрослые, так и годовалые) обычно избегают прямых телесных контактов с неродственными особями. Однако в одном случае мы на протяжении нескольких часов наблюдали в группе из пяти особей (одиночный самец II, самка I с двумя разновозрастными сыновьями, годовалая самка без матери) восемь случаев мимолетных телесных контактов между полуторагодовалым самцом и самкой по инициативе последней. Самка подходила к самцу, прикасаясь мордой к его шее или боку (элементы аллогруминга), но всякий раз намеревалась лягнуть его при малейшей попытке к ответным действиям.

8. В парах мать – сын и мать – дочь наряду со всевозможными прямыми телесными контактами, иногда наблюдаются и угрожающие действия со стороны матери, ведущие к поддержанию минимальной индивидуальной дистанции между ней и ее отпрыском. Мы наблюдали девять таких акций в группах мать – сын и столько же – в группах мать – дочь. Антагонизм со стороны взрослой самки бывает вызван попыткой отпрыска дотянуться до вымени, приближением сына к ее крупу сзади или же не спровоцирован какой-либо видимой причиной. Агрессивно настроенная самка прижимает уши к голове и при этом может лягнуть своего отпрыска (либо укусить его за плечо, предплечье или ляжку – 9К, 10К, 11 К, табл. 4). Заметим, что лягание – это наиболее стандартное средство поддержания индивидуальной дистанции у особей всех возрастных и половых групп (см. табл. 4).

9. Гомосексуальные садки (12К) обычны не только при играх между молодыми самцами, но и между членами холостяцкого стада, а также при их контактах с самцами-годовиками. Создается впечатление, что чем взрослее самцы, тем меньше элементов игры при их взаимодействиях друг с другом и тем скорее можно ожидать садки после того, как партнеры вошли в прямой телесный контакт (например, после назо-назального и назо-генитального контакта). В холостяцком стаде садки в некоторые моменты следуют сериями, наподобие цепной реакции. Возможны реципрокные садки. В отличие от того, что мы видим при подобного рода взаимодействиях среди молодых самцов,

у холостяков гомосексуальные садки часто совпадают во времени с повышенной частотой флеминга. Садка вызывает (притом далеко не всегда) лишь слабую агрессивную реакцию у пассивного партнера, которая выражается в его попытке лягнуть активного партнера. У самок гомосексуальных садок мы не наблюдали.

Длительные взаимодействия

Сюда можно отнести практически все ситуации, когда две особи или более находятся в сфере взаимной видимости, и в силу этого каждая из них самим своим присутствием или за счет выполняемых ею действий воздействует (активно или пассивно) на поведение всех прочих. Понятно, что чем протяженнее ситуация во времени, тем больше она включает в себя событий более низких уровней (ЭДА, поз и кратковременных взаимодействий). В силу этого длительные взаимодействия (в нашем их понимании) оказываются наименее стереотипными по сравнению с событиями более низких уровней организации поведения и наиболее трудными для описания. Каждое из длительных взаимодействий в значительной мере уникально, поэтому некий специфический класс взаимодействий может быть описан либо на немногих конкретных примерах, либо в виде весьма огрубленной общей схемы.

Разные формы активности сменяют друг друга во времени не скачкообразно, а плавно и, кроме того, они часто совпадают во времени. Например, игра часто включает в себя элементы сексуального поведения и, становясь более эмоциональной, может переходить в подобие агонистического взаимодействия. Сексуальные погони холостяков за самками перемежаются конфликтами между самцами-претендентами, нередко принимая форму открытых агрессивных столкновений, так что границы тех шести типов длительных взаимодействий, которые были выделены нами в разделе 2, весьма условны. С учетом сказанного рассмотрим некоторые типы длительных взаимодействий, связанных с игровой активостью, гомо- и гетеросексуальными контактами и с агонистическими отношениями особей.

1. Длительное пребывание в инертных позах в непосредственной близости друг от друга (1В) весьма характерно для самцов – членов холостяцкого стада. Хотя основной внешней характеристикой этих ситуаций является, на первый взгляд, полная пассивность их участников, в действительности животные, несомненно, ориентируются на соседей. Они стоят, как правило, очень близко друг от друга, головами в одну сторону. Периодически наблюдаются синхронные эрекции, иногда – синхронная уринация или аллогруминг. Переход от пассивности к пастьбе обычно также более или менее синхронен.

Полная пассивность иногда сменяется внезапным нападением одного из самцов на своего, непосредственного соседа. Нападающий в одном случае схватил партнера зубами за холку и долго не отпускал его. Этот элемент поведения обычен при игровой борьбе между самцами.

2. Игры (3В) чаще всего происходят между самцами-годовиками или между ними и некоторыми членами холостяцкого стада (вероятно, это наиболее молодые самцы). Игра несет в себе элементы аллогруминга, агонистического и сексуального поведения. В схеме игра начинается с назо-назального контакта или с попытки одного из партнеров прикоснуться к шее другого. Здесь наблюдаются все варианты от простого прикосновения, через почёсывание шеи партнера зубами до грубого захвата ртом его гривы и холки. При этом партнер-реципиент движется вперед или по кругу, а инициатор контакта идет или бежит следом, причем оба самца тесно соприкасаются боками.

Вслед за этим инициатор может сделать садку на партнера (сзади или сбоку) или же оба самца становятся на дыбы и пытаются ухватить друг друга за холку. Затем борьба становится более силовой и грубой. Наблюдаются попытки пригнуть шею оппонента к

земле, укусить его за переднюю ногу. При этом иногда один или оба самца припадают на передние ноги, согнутые в тарзо-метатарзальных суставах. На этой стадии один из самцов иногда спасается бегством, а другой преследует его, вновь пытаясь ухватить за гриву. Роли активного и пассивного партнера меняются по ходу взаимодействия. Реципрокные садки наблюдаются даже в течение одного игрового эпизода. Часто они сопровождаются эрекцией, а изредка – даже попытками интромиссии.

Самкам взаимодействия такого рода не свойственны, но иногда между самкой и ее отпрыском (будь то самец или самка) имеет место как бы начальная стадия игры: прикосновение мордой к шее партнера, перекидывание шеи через его шею или холку, элементы игровой борьбы (тесно соприкасающиеся шеи напряжены, головы приподняты кверху).

3. Предкопуляционные взаимодействия самцов с рецептивной самкой (4В) мы описали дважды: 17.V между одиночным самцом II и годовалой самкой 13 (в присутствии ее матери) и 20.V между годовалым самцом 5 и потерявшей мать годовалой самкой 15.

Первый из этих эпизодов длился около 1 *ч*. За это время самец сделал 5 безуспешных садок (без интромиссии) длительностью от 15 до 25 *с*. Действия партнеров были согласованы, самка принимала предсовокупительную позу. После пятой неудачной садки она стала избегать самца, тогда как его поведение стало менее организованным. На этой стадии самка пыталась спастись бегством, а самец многократно пытался делать насильственные садки на бегу. Самцу не удалось удержать самку, которая ушла вместе со своей матерью и двумя другими самками (XII–12), присутствовавшими при описанных взаимодействиях, Других самцов на месте действия не было, они появились уже после того, как нормальный ход половых взаимодействий был нарушен из-за неадекватного поведения самца. В промежутках между садками на самку 13 самец несколько раз сближался с другой молодой самкой 12, но не пытался копулировать с ней.

Последовательность событий при садках была такова: подход к самке сзади – назо-назальный контакт по инициативе самки (у нее ритмичное приоткрывание рта) – эрекция у самца – назо-генитальный контакт – предсовокупительная поза самки – садка – конец садки – флеминг длительностью до 30 *с*. Перед одной из садок у самца отмечена уринация. Флеминг после садок наблюдался не во всех случаях.

Взаимодействия между самцом 5 и самкой 15 наблюдались на протяжении почти 2 *ч* днем 20.V (13.00–14.50) и около получаса вечером (19.05–19.31). Дневным наблюдениям предшествовало неожиданное появление в большой рыхлой группе ослов (где находился и самец 5 с матерью) самки 15, преследуемой взрослым самцом, которого сразу же изгнал находившийся в группе одиночный самец 1. Изгнанный самец позже вернулся и после двух неудачных попыток сделал на самку 15 садку длительностью 20 *с*. Все это время с этим самцом пытался конфликтовать годовалый самец 5, вплотную сопровождаемый матерью. При ее пассивной помощи самцу 5 удалось изолировать самку 15 от взрослого самца, который в конце концов ретировался.

Первые попытки самца 5 сделать садку на эту самку были отвергнуты ею (она слегка лягала самца, подходившего к ней и клавшего ей голову на круп). Между 13.40 и 14.31 отмечено семь садок длительностью от 13 до 30 *с*. Последняя, самая длительная садка сопровождалась интромиссией, но без фрикций. Интервалы между садками составляли от 20 до 3 мин, постепенно укорачиваясь. Через 18 *мин* после последней садки с интромиссией самец вновь пытался сделать садку, но самка лягнула его. Последовательность действий при садке такова: подход самца самке сзади – назо-генитальный контакт – самец помещает голову на круп самки – садка. Флеминг у самца отмечен лишь один раз, в ответ единственную уринацию самки после интромиссии. После других садок ни уринации, ни флеминга не было. Отметим, что по окончании серии садок в 14.53 самец 5 долго сосал мать.

Вечером того же дня (18.25–19.43) самец 5 с матерью и самка 15 находились в составе группы из 9 особей, среди которых был и одиночный самец 1. У него отмечен назо-генитальный контакт с самкой 15 без попытки садки. Что касается самца 5, то он дважды делал короткие (до 10 сек) садки на самку 15, но копуляции не отмечено.

4. Принудительные гетеросексуальные взаимодействия (5В) обычны между самцами-холостяками и годовалыми (реже – взрослыми) самками и бывают двух типов: А – самку преследует один самец, который в случае присутствия других самцов-претендентов не подпускает их к себе и к преследуемой им самке; Б – самку преследует группа самцов, и садки носят коллективный характер. К тому, что было уже сказано в сообщении 1, добавим следующее.

А. Первый вариант взаимодействия слагается из двух фаз: преследования и временной опеки. Фаза преследования начинается позой рева, затем следует стремительное сближение самца с самкой, стремящейся спастись бегством. Во время преследования взрослой самки ее дочь или сын (начиная уже с возраста около недели) продолжают держаться вместе с ней. Иногда преследуемая самцом группа состоит из трех самок (мать, дочь, приблудная годовалая самка). Самца-преследователя лягают все члены преследуемой группы, но чаще всех – та из самок, на которую самец раз за разом пытается делать на всем бегу насильственные садки (в разных случаях это может быть мать или дочь). Приблудную самку самцу обычно удается изолировать от группы, с которой она держалась до начала преследования. Пытаясь уйти от самца, самки часто забегают в лагуну, где скорость преследования уменьшается, что позволяет им экономить силы.

Во время преследования и многочисленных насильственных садок самец постоянно получает удары от самки задними копытами в область шеи и подбородка, где вскоре появляются кровоточащие раны. В случае присутствия других самцов-претендентов им иногда удается, игнорируя угрозы главного преследователя, приблизиться к нему вплотную. Во время садки бегущий сзади конкурент иногда кусает самца в область бедра. Если за этим следует драка между главным претендентом и его соперником, их роли могут поменяться.

Фаза преследования, длящаяся до часа и более, сменяется фазой временной опеки в тот момент, когда самец-преследователь заметно устает. Теперь он держится около самки, которая не подпускает его вплотную, все время угрожая ему ударами копыт. Периоды относительной инактивности становятся все более длительными, лишь время от времени самец издает рев и заставляет самку (или самок) пробегать с каждым разом все более короткую дистанцию. На этом этапе насильственные садки уже не наблюдаются, так что поведение самца почти неотличимо от поведения одиночного самца, опекающего постоянный контингент своих самок.

Самцу легче поддерживать изоляцию самки или группы самок от других самцов на стадии опеки, чем во время первоначального стремительного преследования. Прочих самцов он обычно держит на почтительном расстоянии угрожающими выпадами в их сторону и короткими пробежками в позе рева. Однако одиночным самцам обычно удается вытеснить временного опекуна или после драки или вообще без всякого кровопролития. В последнем случае одиночный самец приближается к временному опекуну в позе рева и кладет ему голову на круп, после чего уводит опекаемых им самок. Именно так одиночный самец IV увел группу из трех самок (взрослая рецептивная? самка XI, ее дочь 11 и приблудная годовалая самка 16) от холостяка V, а менее чем через час первый был точно так же вытеснен одиночным самцом III, на участке которого происходили события.

Б. Коллективному насилию со стороны целой группы холостяков обычно подвергаются годовалые самки. Их меньшая, в сравнении со взрослыми самками, способность противостоять насилию объясняется, вероятно, не только отсутствием достаточной физической силы и опыта, но и тем, что в момент преследования такие самки полностью изолированы от дружественных им социальных партнеров. Даже в том случае, если перед началом пре-

следования годовалая самка пребывает с матерью или с неродственной ей семейной группой, холостякам быстро удается изолировать свою жертву от ее партнеров – даже вопреки попыткам матери воспрепятствовать этому. В дальнейшем связи годовалой самки с матерью могут восстановиться, но это, вероятно, происходит не всегда (см. раздел 1).

Погони и попытки насильственных садок инициируются одним из членов холостяцкого стада, возбуждение которого быстро, по типу цепной реакции, передается другим самцам. Самку, пытающуюся спастись бегством, часто преследуют одновременно два самца, на бегу теснящие ее справа и слева (см. рис. 9 *Б*). Когда им удается остановить самку, оба делают насильственные садки – один из нормальной позиции, а другой сбоку. Хотя среди преследователей могут быть наиболее агрессивные из холостяков (например, самец V), прямых столкновений во время подобных садок обычно не бывает, хотя самцы пассивно мешают друг другу (см. McCort, 1979). Вероятно, именно из-за отсутствия в этих ситуациях открытой агрессивности и возможны подобные коллективные насилия.

Агрессивность самцов резко возрастает, когда около самки, оставленной ее непосредственными преследователями, собираются еще и другие холостяки (до семи и более). Полная дезорганизация в такой группировке возникает в тот момент, когда самка падает под тяжестью двух или более навалившихся на нее самцов. Самцы ревут и делают угрожающие выпады в сторону соседей; временами рев переходит в сплошной низкий вой. Агрессивность самцов переадресовывается лежащей самке, которую кусают за гриву, за уши и за ноги. Отсюда, вероятно, долго не заживавшие обширные поражения на передних ногах у одиночной годовалой самки 15.

5. Агонистические взаимодействия между самцами (6В) лишь изредка выглядят как проявление территориальности. В этих случаях они ограничиваются короткой погоней активного партнера за пассивным, который в момент приближения преследователя на бегу лягает его задними ногами. В целом эти взаимодействия мимолетны и не приводят к серьезным травмам.

Более длительные и жесткие конфликты возникают, как правило, на почве конкуренции из-за самок и приурочены к взаимодействиям типа 6В (см. выше). Именно в такой ситуации мы наблюдали наиболее-выразительный конфликт между одним из самых активных холостяков VII и старым одиночным самцом II.

28.V недавно родившую самку IV с ее двумя сыновьями (годовалым и примерно недельного возраста) долго преследовал самец V. Во время одной из его насильственных садок подбежавший сзади самец VII нанес ему сильный укус в область заднего бедра. В последующей за этим стычке между самцами новый претендент VII вытеснил самца V. Затем самец VII около часа гонял семейную группу и в конце концов стал ее временным опекуном.

В ответ на очередной рев самца VII издали с ревом прибежал самец II и, не обращая внимания на самца-опекуна группы, сделал насильственную садку на самку IV. В этот момент самец VII сильно укусил его за бедро. Самец II погнался за соперником и, догнав его, вступил с ним в драку. Самцы в плотном клубке бегали по кругу малого диаметра, стремясь укусить друг друга за бедра. После того как самец II вынужден был в ходе силовой борьбы припасть на сгибы передних ног, он обратился в бегство. Самец VII преследовал его около 100 м, пытаясь схватить зубами за заднюю ногу. Когда он был совсем близок к цели, погоня внезапно прекратилась. Оба самца, как бы не видя друг друга, в горделивых позах устремились назад к оставленной ими семейной группе. Самец II достиг ее первым. В последующие 0.5 *ч* он не подпускал сюда самца VII, делая угрожающие выпады в его сторону. В конце концов самец VII вынужден был покинуть место действия.

Комментируя эти наблюдения, отметим большое сходство моторики поединка между взрослыми самцами с игровой борьбой самцов-годовиков, с той лишь разницей, что драка взрослых сопровождается мощными укусами – в основном в область бедер. Во время драки могут быть повреждены и уши. Травмы бедер и ушей обычно отсутствуют

у одиночных самцов, находящихся в полной силе, поскольку им не приходится вступать в открытые конфликты с другими самцами из-за самок. Травмы шеи, также встречающиеся у холостяков, обязаны, вероятно, ударам копыт преследуемых ими самок.

В этой работе мы не пытались провести развернутый причинный и функциональный анализ коммуникации одичавших ослов. Нашей задачей было дать первичное инвентарное описание коммуникативной системы вида, поведение которого в этом плане практически не изучено. Вместе с тем полученные данные позволяют сделать несколько предельно кратких замечаний о соотношении между наблюдаемым поведением и гипотетическими мотивациями, а также о тех трудностях, с которыми сталкивается исследователь при попытке оценить «информационное содержание» тех или иных сигналов.

Уже простое описание встречаемости ЭДА в целостном поведении особей разных половозрастных групп указывает на сложный и противоречивый характер тех внутренних мотивационных состояний, на фоне которых идет доступный прямым наблюдениям коммуникативный процесс. Во многих случаях фиксируемые наблюдателем события столь неоднозначны по сущности и исходу, что применение в качестве объяснительного принципа традиционной схемы мотиваций (агрессивность – сексуальность – страх) кажется мало операциональным. Если не все, то очень многие ЭДА, позы и взаимодействия имеют в разное время или даже одновременно и агрессивную и сексуальную окраску (позы рева и флеминга, гомосексуальные взаимодействия самцов, игры между ними и т.д.). Отсюда логически вытекает невозможность в ряде случаев однозначной функциональной характеристики сигнала («агрессивный», «половой», «территориальный» и т.д.). Напрашивается вывод, что «значение» сигнала зачастую меняется с изменением общего контекста взаимодействий.

Недостаток места не позволяет подробно остановиться на этом чрезвычайно сложном комплексе проблем, поистине критических для любого этологического исследования (см. Purton, 1978). Кроме того, здесь необходимы дальнейшие систематические наблюдения, для которых популяция одичавших ослов о-ва Огурчинский – в высшей степени удобный модельный объект.

Литература

Никольский А.А. 1983. Изменчивость звуковых реакций млекопитающих. С. 151-215 в: Итоги науки и техники, сер. Зоология позвоночных 12. Проблемы этологии наземных позвоночных. М.: ВИНИТИ.

Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с.

Панов Е.Н. 1983. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных.С. 5-70 в: Итоги науки и техники, сер. Зоология позвоночных 12. Проблемы этологии наземных позвоночных. М.: ВИНИТИ.

Пэнто Р., Гравитц М. 1972. Методы социальных наук. М.: Прогресс, 1-607.

Хайнд Р. 1975. Поведение животных М.: Мир. 855 с.

Klingel H. 1972. Social behaviour of African Equidae. Zool. Afr. 7: 175-185.

Klingel H. 1977. Observations on social organization and behaviour of African and Asiatic wild asses (*Equus africanus* and *E. hemionus*). Z. Tierpsychol. 44: 323-331.

McCort W.D. 1979. The feral asses (*Equus asinus*) of Ossabaw Island, Georgia: mating system and the effect of vasectomies as a population control procedure. Pp. 71- 82 in: Sympos. Ecol. Behav. Wild and Feral Equids. Univ. of Wyoming.

Moenlman P.D. 1979. Behavior and ecology of feral asses (*Equus asinus*). Pp. 405-411 in: Nat. Geogr. Soc. Res. Pepts 1970 Projects.

Purton A.C. 1978. Ethological categories of behaviour and some consequences of their conflation. Animal Behav. 26: 633-670.

Rowell T.E., Olson D.K. 1983. Alternative mechanisms of social organization in monkeys. Behaviour 86(1-2): 31-54.

Woodward S.L. 1979. The social system of feral asses (*Equus asinus*). Z. Tierpsychol. 49: 304-316.

33. Организация песни у южного соловья (*Luscinia megarhynchos*)[1]

Одна из важных особенностей подотряда певчих воробьиных Oscines – высокое разнообразие вокализации. Представители названной группы обладают особой категорией высоко дифференцированных вокальных сигналов, которые принято называть «песней». Структурная сложность песен многих видов, их высокая индивидуальная и географическая изменчивость, способность особи переходить от одного типа песни к другому при изменении биологической ситуации – все это позволяет рассматривать разнообразие песни в качестве главного отличительного свойства этого типа вокализации. Однако даже у видов с наиболее сложной песней ее разнообразие не беспредельно. Прежде всего, песни всех особей данного вида подчиняются некоему общему стереотипу, ограничивающему потенциальное разнообразие вокальной продукции. В пределах этой видовой нормы каждая особь обладает собственным репертуаром, рамки которого ограничены спецификой той акустической среды, в которой происходило развитие особи, а также ее последующим вокальным опытом.

Внутри типичной видовой песни мы всегда можем выделить большее или меньшее число различных акустических элементов. Если это число достаточно велико, то потенциальное разнообразие песни можно оценить путем подсчета различных комбинаций, которые возможны на базе этих элементов. Однако реальная комбинаторика по своему разнообразию обычно значительно уступает мыслимой комбинаторике.

Комплекс факторов, ограничивающих мыслимую комбинаторику элементов и низводящих ее до уровня реально наблюдаемой,– это и есть организация песни. Если бы такие факторы отсутствовали, то все мыслимые комбинации элементов были бы равновероятны, и видовая песня превратилась бы в хаотическую последовательность звуковых сигналов. В действительности, существует множество ограничений, запрещающих некоторые комбинации (или делающих их маловероятными) и дающих возможность наблюдателю предсказывать с большой долей вероятности другие комбинации.

В настоящей работе мы проанализируем тот спектр ограничений (преимущественно – поведенческого характера), которые накладываются на комбинаторику акустических элементов и придают длинным их последовательностям свойства высоко предсказуемой структуры.

Проанализирована одноразовая сплошная реализация песен южного соловья *Luscinia megarhynchos,* полученная 30 мая 1971 г. в предгорьях Калбинского хребта (северо-западный Алтай). Запись, включающая 240 последовательных песен, сделана на магнитофоне Sony TC 800 с полосой частот от 50 до 13000 Гц при скорости протяжки ленты 9,5 см/с. Фонограмма визуализирована на шлейфном светолучевом осциллографе Н-115 и на анализаторе Sona-Graph 7029 A фирмы Kay Electric.

Выбор объекта был продиктован тем обстоятельством, что репертуар данного вида строится на использовании весьма многообразных дискретных сигналов нескольких иерархических уровней и допускает известную свободу комбинаторики акустических элементов. Важно подчеркнуть, что условия, в которых производилась запись, позволяют почти полностью пренебречь внешними влияниями на акустическое поведение поющего самца. На протяжении всей 30-минутной записи, производившейся в темноте (около 21.00), птица находилась на одном месте. Это дает возможность анализировать

---

[1] Е.Н. Панов, Г.Н. Костина, М.В. Галиченко. Зоол. Журн. 1978 57(4): 569-581.

внутренние детерминанты, определяющие структуру песенной последовательности, без учета побочных, внешних возмущений (см. Nelson, 1973).

Иерархическая структура песенной последовательности

Исследованная непрерывная последовательность песен является небольшой, наугад выбранной частью гораздо более длинной последовательности, которая может быть названа периодом вокализации (Bremond, 1968) или циклом пения (Nelson, 1973). Каждый такой цикл занимает вечерние, ночные и утренние часы суток на протяжении всего репродуктивного периода. В начале репродуктивного сезона у южного соловья отмечаются и дневные песенные циклы, но они, как правило, гораздо более коротки. Каждый песенный цикл слагается из многих тысяч песен длительностью 3.5±0.9 с ($n = 24$), следующих друг за другом с частотой около 530 песен в час и разделенных межпесенными интервалами 2.9±0.7 с ($n = 24$). Такой цикл можно рассматривать как высший уровень интеграции песенной активности.

Все многообразие дискретных песен, слагающих песенный цикл, может быть подразделено на несколько вариантов (см. ниже), так что каждый вариант повторяется внутри последовательности более одного раза. Определенные варианты закономерно группируются в «гнезда» песен, которые повторяются с известными интервалами вновь и вновь.

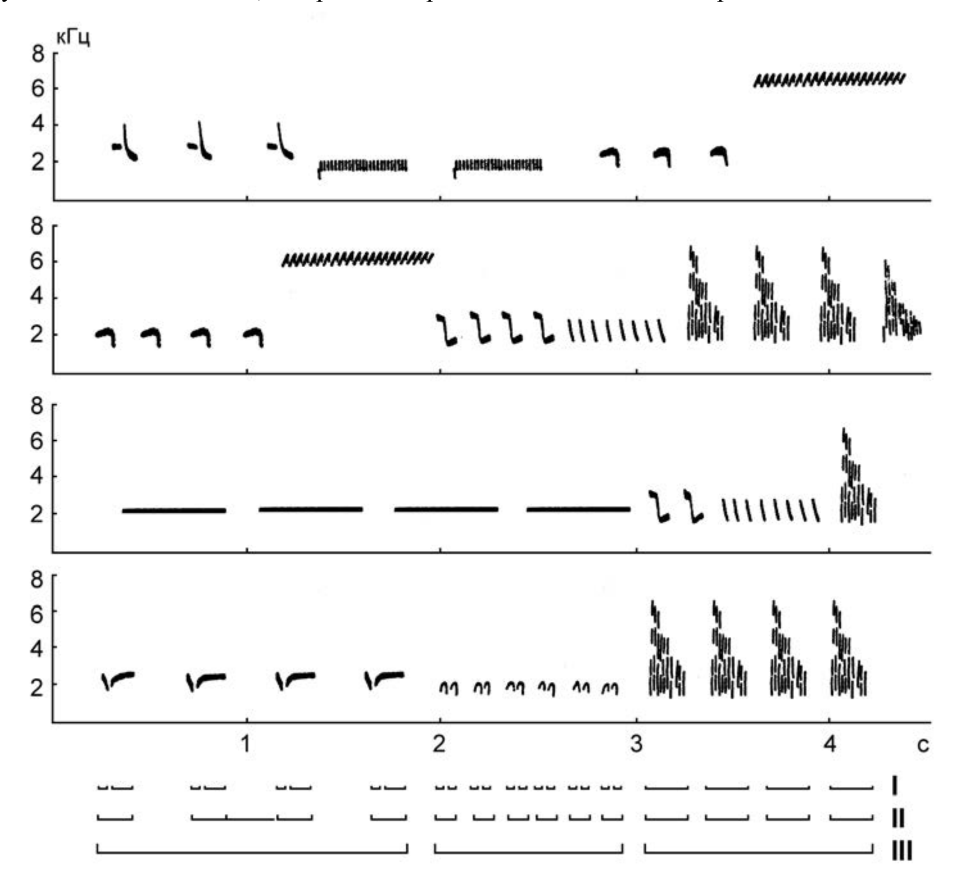


Рис. 1. Структура песни и пример использования одних и тех же вариантов фраз для построения разных вариантов песен: I – ноты, II – фигуры, III – фразы (по терминологии Shiovitz, 1975).

Если обозначить варианты песен литерами, а гнезда – фигурными скобками, то типичную последовательность песен можно схематически изобразить так: …АБВГДЕЖБАВЗИКЛМАВБНДЕАБВ… Таким образом, гнезда вариантов можно рассматривать как следующий за циклом уровень интеграции, более низкий по сравнению с ним.

Еще более низкий уровень интеграции представлен единичной песней. Классификация вариантов единичных песен может быть проведена с разной степенью условности. Если включать в данный вариант лишь абсолютно идентичные песни, то число вариантов будет всего на 11 меньше общего числа проанализированных песен (т.е. 229). Если снизить точность классификации и рассматривать в качестве одного варианта все песни, совпадающие по числу и характеру фраз, но отличающиеся по числу элементов (фигур) в этих фразах, то число вариантов будет равно 122. Мы избрали еще более огрубленный принцип: если песня А выглядит как незаконченная песня Б или если песни А и Б имеют более половины общих фраз (от их числа в каждой из этих песен), то песни А и Б считали относящимися к одному варианту. При таком подходе выделяется 74 варианта песен. В среднем вариант песни повторялся в нашей последовательности 3.2±2.4 раза. Высокое значение стандартной ошибки указывает на то, что в действительности некоторые варианты повторяются заметно чаще других, т.е. существуют варианты песен, предпочитаемые особью в большей или меньшей степени.

Как уже упоминалось, единичная песня обладает несомненной иерархической структурой (рис. 1). Она построена из фраз (от 1 до 11 в каждой песне, в среднем 4.3±1.8 фраз на песню, n = 24). Фразы, в свою очередь, слагаются из фигур. Каждая фигура обычно включает от 1 до 4 нот, хотя их число может быть и значительно большим.

Таким образом, внутри иерархии акустических элементов выделяются следующие 6 уровней интеграции: 1) уровень нот (низший уровень исходных элементов); 2) уровень фигур; 3) уровень фраз; 4) уровень единичных песен; 5) уровень гнезд из вариантов единичных песен; 6) уровень песенных циклов (высший уровень интеграции). Ниже мы рассмотрим те ограничения, которые накладываются на комбинаторику элементов низших уровней при конструировании из них элементов более высоких уровней, т.е. при конструировании фраз из фигур, песен из фраз, гнезд и циклов – из отдельных песен.

Ограничения, налагаемые на конструкцию единичной песни

Единственное ограничение, которое наблюдается при конструировании фигур из элементарных единиц самого низкого уровня (нот), состоит в том, что максимальное число различных типов нот в фигуре не может превосходить 4. Что касается числа фигур внутри фразы, то оно варьирует гораздо шире, изменяясь даже внутри одного и того же варианта (или типа) фразы от 1 до 13. Важно подчеркнуть, что наблюдается тенденция к большей вариабельности числа фигур в тех фразах, которые образуют начало и конец данного варианта песни, при относительном постоянстве числа фигур в фразах, находящихся в середине песни.

Были посчитаны коэффициенты вариации числа фигур в начальных, срединных и конечных фразах 55 песен, относящихся к 9 наиболее часто повторяющимся вариантам песен. Для начальных фраз коэффициенты вариации колеблются от 0.0 до 300.0, для конечных – от 0.0 до 400.0 , а для срединных – от 0.0 до 50.0. Различия между значениями коэффициентов вариации для начальных и конечных фраз, с одной стороны, и срединных, с другой, достоверны по критерию Ван дер Вардена при $p < 0.01$.

Проведенный анализ показывает, что при всем многообразии фраз и песен, входящих в изученную последовательность, число их, по-видимому, конечно (рис. 2 *1, 2*). Это заключение следует из того факта, что количество новых вариантов фраз и песен, постепен-

Рис. 2. Появление новых вариантов фигур (1) и песен (2) внутри последовательности песен; повторяемость разных вариантов песен (3).

но вводимых самцом по ходу песенного цикла, прогрессивно уменьшается к концу последовательности. Всего в нашей последовательности удалось выделить 256 типов фигур (и, соответственно, фраз). Учитывая, что каждая песня включает в среднем 4 фразы, можно сделать заключение, что при свободной комбинаторике число возможных вариантов песен должно быть равно числу размещений из 256 элементов по 4, т.е. произведению $256 \times 255 \times 254 \times 253$=4 194 922 360. При таком числе возможных вариантов вероятность повторения хотя бы одного из них в выборке из 240 песен ничтожна мала. Между тем, мы видим, что в действительности в этой выборке встречаются более 1 раза 58 из 74 вариантов песен (78.4% от общего числа вариантов – рис. 2 *3* и рис. 3). Из этого следует, что способы связей между определенными фразами в репертуаре данного самца достаточно жестко фиксированы, за счет чего резко снижается потенциальное разнообразие песен. Важно подчеркнуть, что при всей жесткости упомянутых связей они не всегда однозначны, в силу чего одна и та же фраза может встречаться, в виде исключения, в соседстве не

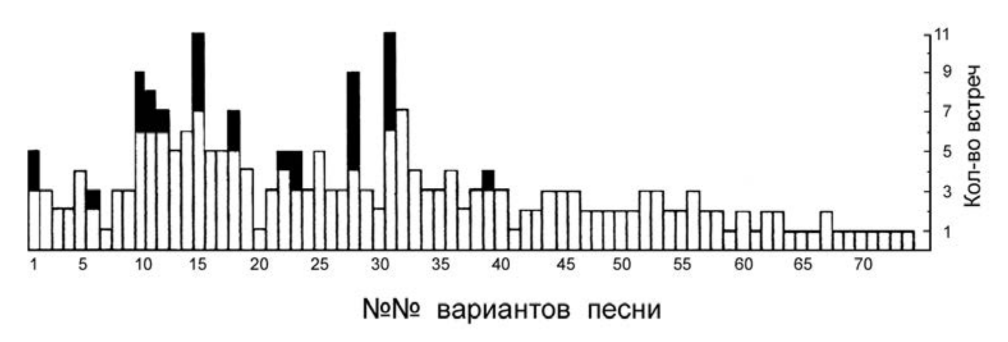


Рис. 3. Частота повторения выделенных 74 вариантов песен в зависимости от времени их первого появления в последовательности.

Черным обозначены повторения песни данного варианта сразу вслед за такой же песней или через 1 песню (по типу А–А или А–Б–А).

Таблица 1. Число типов фраз и их сочетаний, встречающихся более чем в одном варианте песен

В числе вариантов	Встречи		
	одной фразы	парных сочетаний фраз	тройных сочетаний фраз
2	24	5	1
3	8	–	–
4	1	–	–
Всего	33	51	1

только с какой-то одной фразой (или с двумя), но и с большим их числом. Об этом свидетельствует тот факт, что один и тот же тип фразы может входить в состав нескольких вариантов песен (рис. 1). Из общего числа типов фраз (256) только 33 (12.5%) встречаются более чем в одном варианте песен (табл. 1).

Таким образом, обладая в принципе способностью к увеличению комбинаторики фраз, птица пользуется этой способностью сравнительно редко, предпочитая вновь и вновь возвращаться по ходу пения к уже готовым, фиксированным комбинациям (или вариантам песен).

Какими же более общими принципами может определяться тот способ связи между фразами, который однажды устанавливается и в дальнейшем остается более или менее неизменным? По-видимому, существует по крайней мере два таких принципа. Первый из них касается местоположения фразы в песне. Суть этого принципа состоит в том, что физическая структура комплекса «нота – фигура – фраза» в значительной степени определяет, будет ли находиться данный комплекс в начале, в середине или в конце песни. Так, начальная фраза песни не может быть построена только из широкополосных шумовых элементов, тогда как последняя фраза в огромном большинстве

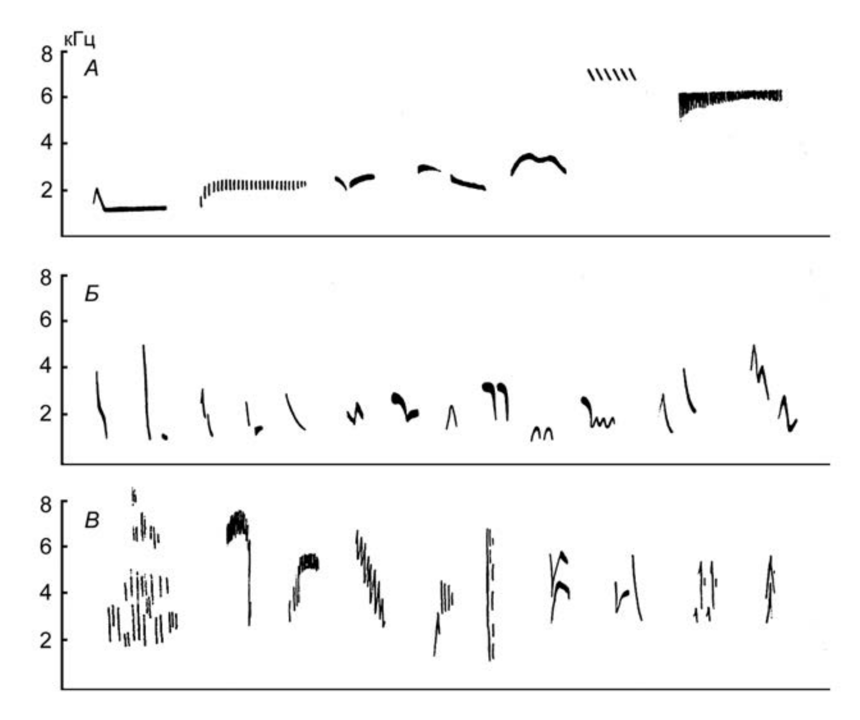


Рис. 4. Некоторые варианты фигур, характерные для начальных (*А*), срединных (*Б*) и конечных (*В*) фраз в песнях южного соловья.

случаев содержит именно эти и только эти элементы. Начальная фраза песни не может состоять только из коротких (длительностью до 0,05 с) тоновых элементов с резким изменением частоты, хотя такие элементы (ноты) и могут встречаться в первой фразе песни в сочетании с другими типами тоновых элементов. Типы фигур, характерные для начальных, срединных и конечных фраз песни, показаны на рис. 4.

Второй принцип, определяющий устойчивые связи между фразами внутри песен, мы назовем «принципом контрастности». Он состоит в том, что стыкующиеся фразы почти всегда резко отличаются друг от друга по физическим параметрам слагающих их элементов (нот и фигур). Здесь важно подчеркнуть, что между любыми двумя типами фигур (и, соответственно, между образуемыми ими фразами) существуют плавные переходы. Это значит, что поющий самец, конструируя очередную песню, каждый раз активно выбирает из своего обширного репертуара фигур две такие, которые достаточно сильно отличаются друг от друга. В дальнейшем такие «апробированные» варианты запоминаются и отныне повторяются уже «в готовом виде» лишь с большими или меньшими изменениями.

Увеличение разнообразия за счет варьирования повторов

При общем снижении возможного разнообразия за счет ограничений, налагаемых на структуру единичных песен, индивидуальный стереотип допускает некоторую свободу варьирования апробированных вариантов песен. За счет этого реальное разнообразие песен несколько выше того, которое могло бы существовать, если бы описанные ограничения были абсолютными. В то же время свобода варьирования повторяющихся песен подчиняется собственным правилам (или ограничениям).

Свобода варьирования апробированных вариантов песен может быть различной. Максимальное отступление от апробированного варианта песни при его повторе наблюдается в тех случаях, когда самец произносит только первую фразу данной песни (8 случаев). Несколько реже незаконченная песня обрывается после второй фразы (5 случаев). Стереотипный вариант песни может достраиваться спереди путем прибавления одной (9 случаев) или двух (2 случая) новых фраз. Песня может достраиваться и с конца – путем добавления к ней одной (18 случаев) или двух (2 случая) новых фраз. Достройка песни может достигаться также одно- или многократным (до 3 раз) повторением в конце песни ее предпоследней или двух последних фраз.

Суммируя все сказанное, можно констатировать существование вполне определенной тенденции: в апробированных и повторяющихся песнях наиболее стабильным звеном являются срединные фразы, формирующие «ядро» песни, тогда как начальные и особенно конечные фразы представляют собой более вариабельные (и, соответственно, менее предсказуемые) звенья конструкции. На этой почве возможны также более существенные перестройки песен. Так, одна-две начальные фразы (31 случай) или одна-две конечные (9 случаев) могут оказаться общими для двух или более повторяющихся вариантов песен.

Центральное ядро песни, несмотря на его относительно высокую стабильность, также может частично преобразовываться, например, за счет однократного повторения двух последовательных фраз (2 случая) или за счет вставки новой фигуры или фразы (2 случая). Срединная фраза может оказаться общей для двух вариантов песен (2 случая).

Необходимо подчеркнуть, что при «переносах» части одного варианта песни в другой вариант обычно сохраняется принцип местоположения фразы внутри песни. Иными словами, если данная фраза (или пара последовательных фраз) стоит в начале данной песни, то при переносе ее в другой вариант песни она также окажется на первом месте. Сконструированная таким образом новая песня имеет как бы два начала,

следующих одно за другим. Напротив, фраза (или пара последовательных фраз), завершающая песню, в другом варианте также оказывается в конце. Возможны случаи, когда два варианта песни имеют одинаковые начальные фразы, но разные срединные и концевые или же одинаковые конечные фразы при различных начальных и срединных. Однако из этого правила существует несколько исключений: когда конечные фразы одного варианта оказываются в начале другого варианта песни или наоборот. В этих случаях перестановки касаются не единичной фразы, а целой конструкции из 2–3 последовательных фраз.

При всем многообразии способов варьирования песен, описанном выше, многие их варианты повторяются от раза к разу с высокой степенью стереотипности. В этих случаях вариациям подвержены не количество фраз, их набор или порядок, а лишь число фигур в отдельных или во всех фразах, слагающих данный вариант песни.

Ограничения, налагаемые на комбинаторику песен внутри их последовательности

Порядок следования определенных типов песен внутри их последовательности (песенного цикла) далеко неслучаен, о чем свидетельствует существование упоминавшихся уже «гнезд» песен. Некий определенный вариант песни имеет тенденцию повторяться рядом с теми вариантами, с которыми он соседствовал и ранее. При этом не всегда сохраняется порядок следования вариантов внутри гнезда. Так, если вариант 25 в начале последовательности предшествовал варианту 26, то при дальнейших повторах они могут поменяться местами. Гнездо из 4 вариантов песен: 25, 26, 27, 28 спустя 20 мин повторилось в виде 28, 26, 25, 27. Этот пример показывает, что наиболее высоко предсказуемо соседство между определенными вариантами и в несколько меньшей степени – порядок их следования внутри гнезда. Если игнорировать точный порядок следования вариантов и учитывать лишь их соседство, то мы получим приведенную в табл. 2 повторяемость комбинаций песен.

Из этой таблицы следует, что чем короче комбинация, тем чаще она повторяется и тем больше вариантов этой комбинации повторилось более 2 раз. Так, из 239 диад (т.е. пар соседствующих песен) более одного раза встречено в нашей последовательности 142 (58.7%). При этом такие, например, пары песен, как 1–3, 3–4, 5–6 и еще 29 других (всего 32 варианта диад) отмечены по 2 раза. Диады 1–2, 10–12, 15–16 (и 10 других)

Таблица 2. Повторяемость комбинаций из 2–6 вариантов песен внутри изученной последовательности

Число песен в комбинации и ее наименование	Общее число комбинаций данной длины внутри последовательности	Число вариантов* комбинаций данной длины, повторявшихся 2 раза и более число повторов				Общее число комбинаций данной длины, встреченных в последовательности более 1 раза
		2	3	4	5	
2 (диада)	239	32	13	6	3	142
3 (триада)	238	21	5	3	–	79
4 (тетрада)	237	21	1	–	–	45
5 (пентада)	236	11	1	–	–	25
6 (гексада)	235	2	–	–	–	4

* Вариантом комбинации мы называли комбинацию, состоящую из определенных вариантов песен. Так, вариантами диады являются пары песен 25–26, 26–27, 27–28. Варианты триады – 25–26–27, 26–27–28 и т.д.

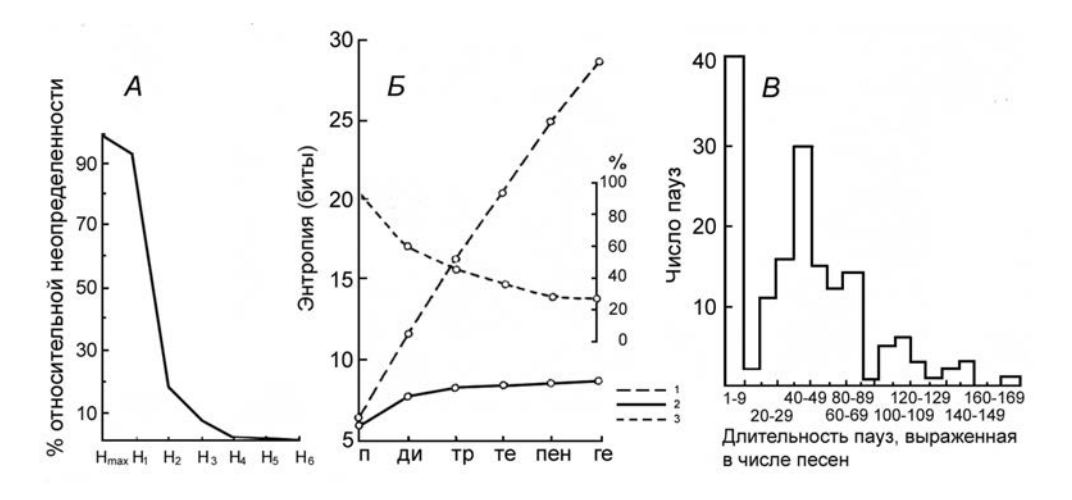


Рис. 5. График, показывающий: степень стереотипности последовательности песен. *А* – максимальная (1) и фактическая (2) неопределенность; их отношение (3) для последовательности из единичных песен (п), диад (ди), триад (тр), тетрад (те), пентад (пен) и гексад (ге).
Б – распределение длин пауз (выраженных в числе песен) между повторяющимися вариантами песен (В) (см. текст).

повторялись по 3 раза. Наконец, диады 10–11, 12–13 и 14–15 встречены по 5 раз. Если же взять все 235 комбинаций из 6 последовательных песен, то среди них найдены лишь 2, которые повторялись минимальное число раз, т.е. по два раза (10–11–11–12–13–14, повторенная без изменений, и 14–15–56–15–16–17, повторенная в виде: 14–15–15–56–16–17).

Все названные ограничения, налагаемые на порядок следования вариантов песен внутри последовательности, могут рассматриваться в качестве организации песенного цикла. Эту организацию можно описать количественно с применением методов теории информации (см. Chatfield, Lemon, 1970; Backer, 1974). Описанная в этих работах методика позволяет оценить степень стереотипности последовательностей поведенческих актов (в данном случае – последовательностей вариантов песен) и степень предсказуемости тех или иных событий внутри последовательности.

Для этого по формуле Шеннона высчитывается среднее значение неопределенности (энтропии), приходящееся на одно событие последовательности. Если рассматривать нашу последовательность как чередование единичных песен, то таким событием будет одна песня. Если рассматривать последовательность как чередование диад, то таким событием будет одна диада, и т. д. Зная величину средней энтропии на одну диаду и величину средней энтропии на одну песню, легко найти их разность $H_{2(\text{диад})} - H_{1(\text{песни})}$. Эта разность дает величину условной энтропии и характеризует меру неопределенности относительно второй песни в диаде, если известна ее первая песня. Точно так же разность $H_{3(\text{триад})} - H_{2(\text{диад})}$ дает возможность оценить неопределенность третьей песни, если известны две предыдущие. На графике (рис. 5*А*) отложены значения максимальной энтропии на песню ($H_{\max}$) и процентные отношения H_1, $H_2 - H_1$, $H_3 - H_2$ и т.д. к $H_{\max}$.

Для данной последовательности событий неопределенность каждого данного события (энтропия на событие) максимальна, если все события независимы и равновероятны. В нашем случае максимальная энтропия на песню равна

$$H_{\max} = \log_2 74 = 6.21 \text{ бит},$$

где 74 – число вариантов песен, выделенных нами в изученной последовательности из 240 песен.

Учитывая истинные вероятности появления каждого варианта песни (равные отношениям числа встреч каждого варианта к 240, т.е. к общему числу песен в последовательности), мы можем вычислить реальную энтропию на 1 песню:

$$H_1 = \sum P_i \log P_i = 5.88 \text{ бит},$$

где P_i – вероятности появления вариантов. Мы видим, что эта величина составляет 96.4% от H_{max} (рис. 5*Б*).

Далее, высчитываем энтропию для случая, когда вся последовательность рассматривается как чередование диад. При этом учитывается, что появление разных вариантов диад не равновероятно (см. табл. 2).

Увеличение H_2 по сравнению с H_1 и даже с H_{max} связано с тем, что число вариантов диад равно в изученной последовательности 166, что значительно превышает число вариантов песен. Вполне очевидно, что при увеличении числа событий неопределенность каждого из них (при прочих равных условиях) возрастает.

Разность между $H_{диад}$ и H_1, отнесенная к H_{max} и выраженная в процентах, дает величину относительной неопределенности. Эта величина показывает степень предсказуемости второй песни внутри диады, если нам известна первая песня диады. Чтобы установить предсказуемость третьей песни внутри диады на основании знания первых двух ее песен, получим величину энтропии для последовательности, слагающейся из неравновероятных триад, и проделаем с этой величиной все операции, выполненные только что для $H_{диад}$. Та же процедура выполняется в отношении $H_{тетрад}$, $H_{пентад}$ и $H_{гексад}$. Все значения относительных неопределенностей нанесем на график (рис. 5 *А*), который показывает степень организованности (или стереотипности) песенного цикла.

Слабое падение кривой от H_{max} (100% неопределенности) до H_1 (94.6% неопределенности) указывает на высокое разнообразие вариантов песен и свидетельствует о том, что вероятности появления разных вариантов сравнительно мало отличаются друг от друга. Резкое падение кривой от H_1 до $H_{диад}$ × 100)/ H_{max} (с 94.6 до 17.1 % относительной неопределенности) иллюстрирует резкое уменьшение неопределенности относительно данного варианта песни в последовательности, если известен предшествующий ему вариант. Более слабое падение кривой между значениями $H_{2(диад)}$ и $H_{3(триад)}$ (от 17.1 до 7.6% относительной неопределенности) свидетельствует о более слабом, но все еще значительном уменьшении неопределенности относительно данной песни при знании двух предыдущих. То же самое можно сказать и по поводу четвертой песни, если известны три предыдущие.

На отрезках $H_{4(тетрад)}$– $H_{5(пвнтад)}$ и $H_{5(пентад)}$–$H_{6(гексад)}$ кривая становится почти параллельной горизонтальной оси. Это говорит о почти полном отсутствии уменьшения неопределенности относительно 5- и 6-й песни, если известны, соответственно, 4 и 5 предыдущих.

Таким образом, мы видим, что можно высказывать достаточно реальные предположения о том, каким должен быть вариант песни, непосредственно следующий после известного нам варианта. Менее предсказуем конечный вариант в составе триад и тетрад, тогда как конечные варианты песен внутри пентады и особенно гексады почти полностью непредсказуемы. Иными словами, последовательность песен соловья построена в целом не на чередовании одиночных, не связанных между собой песен, а скорее, на чередовании сцепленных пар и отчасти – троек и четверок песен.

О том, какую существенную роль играют связи, которые формируют и удерживают более или менее устойчивые гнезда песен внутри последовательности, свидетельствует рис. 5*Б*. Верхняя кривая показывает теоретическую скорость увеличения максималь-

ной энтропии в том случае, когда мы переходим от анализа последовательности, состоящей из равновероятных и независимых одиночных песен, к представлению той же последовательности в виде чередования равновероятных же диад, триад, тетрад и т.д. Величины максимальной (H_{max}) и реальной (H_1) энтропии весьма близки для последовательности, слагающейся из независимых одиночных песен, но в дальнейшем разность этих величин начинает быстро расти, что связано с резким увеличением теоретического разнообразия группировок, включающих более чем одну песню. Однако реальное разнообразие растет очень медленно, ибо резкому увеличению комбинаторики препятствует существование устойчивых связей между определенными песнями, формирующих гнезда песен, которые повторяются вновь и вновь. В результате величина фактической энтропии, выраженная в процентах к максимальной, довольно резко падает.

Говоря о повторяемости отдельных песен и их гнезд внутри последовательности, необходимо остановиться на вопросе, какими правилами регулируется эта повторяемость. На рис. 5 *В* показано распределение пауз между повторяющимися песнями, причем паузы выражены в числе песен, отделяющих уже спетый вариант от последующего его повторения. Так, повторение данного варианта сразу же после его предыдущего воспроизведения (например, 10–10) дает паузу, равную 1, повторение песни через одну (10–11–10) обозначает паузу, равную 2 и т.д. Из рис. 5 *В* следует, что в построенном таким образом распределении совершенно четко выделяются 2 резких пика. Первый приурочен к паузам, обозначаемым числами первой десятки, второй – к паузам, обозначаемым числами от 40 до 50. Эти пики являются вершинами распределений, неодинаковых по характеру. Первое распределение асимметрично, поскольку большинство значений единичных пауз равно 1 (27 пауз из общего числа 41, т.е. 65.9%). Это указывает на существование ярко выраженной тенденции повторять уже спетый вариант сразу же еще 1 или 2 раза. Указанная тенденция особенно характерна для некоторых излюбленных данной особью вариантов (см. рис. 3).

Второе распределение, вершина которого соответствует группе пауз с величинами от 40 до 50, описывается почти идеальной гауссовой кривой, т. е. близко к нормальному распределению. Из этого следует, что можно с большой долей вероятности ожидать последующего повторения уже спетого варианта примерно через 30–60 песен, причем наиболее вероятно это повторение через 40–50 песен.

Обсуждение

В изученной нами последовательности песен соловья среди 239 диад более 1 раза встречено 119 диад с сохраняющимся порядком следования песен (53.9%). Это значит, что в организации последовательности важную роль играют марковские процессы. По крайней мере некоторые, иногда достаточно длинные отрезки последовательности песен представляют собой марковскую цепь первого порядка, в которой появление каждой данной песни диктуется характером предшествовавшего варианта. Этот принцип организации был обнаружен при анализе песенных циклов некоторых видов воробьиных птиц из семейств Fringillidae (Lemon, Chatfield, 1971) и Icteridae (Falls, Krebs, 1974). Однако анализ песенного цикла южного соловья не позволяет признать этот принцип в качестве единственного, ответственного за организацию песни этого вида.

Изученная последовательность включает в себя два основных типа группировок (или гнезд) песен. Одни из них состоят из более излюбленных данной особью вариантов и воспроизводятся от раза к разу с достаточно высокой точностью, хотя и допускают при повторениях некоторую перестановку вариантов, так же как и введение в их состав новых вариантов. Другой тип гнезд, хотя и включает отдельные излюбленные варианты песен, отличается от первого типа гораздо менее точными повторами – с мно-

гочисленными изменениями порядка следования вариантов и с большим числом новых вставок. Сказанное проще всего проиллюстрировать двумя рядами цифр, показывающих порядок следования вариантов песен при повторах для двух случаев – стабильных и лабильных гнезд песен. Цифры, обозначенные курсивом и взятые в скобки, показывают расстояние между повторяющимися гнездами, выраженное в числе разделяющих их песен других вариантов.

Стабильный тип: 10, 11, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18 (*16*) 14, 15, 16,17, 18 (5) 10,11,11,12,13,14 (*27*) 18,18,18, *(13)* 11, 54, 10, 12, 13, 9, 11, 10, 10, 12, 13, 14, 15, 15, 15, 55, 56, 15, 16, (*59*) 11, 10, 10, 12, 14, 15, 56, 15, 16, 17 (*36*) 10, И, 11, 12, 13, 14, 15, 15, 56, 16, 17, 18.

Лабильный тип: 25, 26, 27, 28, 28, 28, 29, 30, 31, 31 (*22)* 25, 26, 28, 28 *(24)* 31, 31, 47, 29 (*61*) 31, 30, 47, 31, 31, 67, 27, 25, 28, 28, 35, 28 (*29*) 29 (*12*) 28, 28, 26, 25, 27 (*26*) 31, 31, 31.

Хорошо видно, что при повторениях в 1-м случае устойчиво сохраняются «прямые» переходы (типа А–Б–В), подтверждающие марковский принцип, тогда как во втором случае очень велико число «инверсий» (типа Б–А–В или В–Б–А), противоречащих этому принципу. При повторениях гнезд стабильного типа отмечено 24 прямых перехода и 9 инверсий (соответственно 47.0% и 17.6% от общего числа рассмотренных переходов), а при повторениях лабильных гнезд – один прямой переход и 6 инверсий (4.1 и 35.3% соответственно). Другие типы переходов – это прямые переходы с пропусками (типа А–В) или со вставками (А–М–Б), а также повторы (А–А или А–А–А).

Последовательность песен, организованная по принципу марковской цепи первого порядка, может являться примером цепных реакций, повторное воспроизведение которых базируется на механизмах моторной памяти. Таким образом, то, что мы называем стабильными гнездами, напоминает по своему характеру простейшие моторные стереотипы.

Менее тривиален, вероятно, случай, когда несколько вариантов песен повторяются вновь и вновь по соседству друг с другом, но не в фиксированном порядке, а «в разбивку». Это может указывать на существование у соловья дифференцированной ассоциативной памяти на акустические сигналы весьма сложной структуры. И моторная и ассоциативная память определяют то обстоятельство, что порядок следования песен в данный момент детерминирован не только непосредственно предшествующими, но и достаточно удаленными во времени событиями. Очевидно, весьма большую роль играют события, относящиеся к тому времени, когда у каждой данной особи складывается свой собственный, индивидуальный вокальный репертуар.

Использованные в этой работе методы теории информации позволяют не только оценить степень стереотипности песенных последовательностей и представить ее в достаточно наглядной форме. Количественные показатели, полученные этими методами, оказываются пригодными для сравнительного анализа степени стереотипности песенных циклов у разных видов. Однако при сравнительных исследованиях разных видов необходимо помнить, что получаемые нами значения энтропии в известной степени условны. Уже упоминалось, что классификация может быть проведена с разными степенями приближения. Наша классификация была сознательно огрублена, и при более тонкой дифференциации число вариантов могло бы быть сильно увеличено. В этом случае все оценки энтропии оказались бы более высокими. Они были бы более высоки и в том случае, если бы в качестве единицы комбинаторики была бы выбрана не песня в целом, а фраза песни. В этом случае (при нашей классификации) H_{max} = 8.00 бит и H_1 = 7.38 бит вместо 6.21 бит и 6.88 бит, соответственно.

Таким образом, как подчеркивал Дайнгл (Dingle, 1973), при использовании методов теории информации в этологии критическим моментом является выбор структурных единиц классификации. Принимая во внимание, что любая поведенческая

последовательность построена по иерархическому принципу (Миллер и др., 1965; Панов, 1976), при сравнительном анализе разных видов расчеты энтропии должны базироваться на единицах одного иерархического ранга (например, песен или же фраз или нот и т.д.). Однако сам принцип выделения иерархических рангов в ряде случаев представляет собой самостоятельную проблему, что необходимо иметь в виду при любой постановке сравнительных исследований с применением методов теории информации.

Литература

Миллер Дж., Галантер Е., Прибрам К. 1965. Планы и структура поведения. М.:Прогресс. 237 с.
Панов Е.Н. 1976. Проблема коммуникации у животных: современное состояние и перспективы развития. Зоол. журн. 55(11): 1597-1611.
Backer M.Ch. 1974. Foraging behaviour of black-bellied plover (*Pluvialis squatarola*). Ecology 55(1): 162-167.
Bremond J. 1968. Recherches sur la semantique et les elements vecteurs d’information dans les signaux du rouge-gorge (*Erithacus rubecula* L.). Terre et vie 114(2): 109-220.
Chatfiel C, Lemon R.E. 1970. Analysing sequences of behavioural events. J. Theor. Biol. 29: 427-455.
Dingle H. 1973. Aggressive behaviour of Stomatopods and use of information theory in the analysis of animal behaviour. Pp. 126-156 in: Behaviour of marine animals 1 (ed. H.E. Winn). N.Y: B. Olla.
Falls B.J., Krebs J.R. 1974. Sequence of songs in repertoires of western meadowlarks (*Sturnella neglecta*). Canad. J. Zool. 55(8): 1165-1178.
Lemon R.E., Chatfield C. 1971. Organization of song in cardinals. Animal Behav. 19(1): 1-17.
Nelson K. 1973. Does the holistic study of behavior have a future? Pp. 281-328 in: Perspectives in ethology (ed. P.P.G. Bateson, P. H. Klopfer). N.Y.- Lnd.
Shiovitz K.A. 1975. The process of species-specific song recognition by the indigo bunting, *Passerina cyanea*, and its relationship to the avian acoustic behaviour. Behaviour 55(1-2): 128-179.

34. Организация песни у камышовки-барсучка, *Acrocephalus schoenobaenus* (Aves: Sylviidae)[1]

Вопрос о том, как именно стратегический план адекватного взаимодействия организма со средой, заложенный в генотипе, воплощается в реальной тактике поведения особи в условиях принципиальной нестабильности внешнего окружения,– это центральная проблема всех поведенческих дисциплин, и этологии в частности.

Перспективное направление поисков дает анализ модельных ситуаций, где наблюдаемое поведение реализуется при минимальном уровне возмущений со стороны средовых факторов. Иными словами, моделью должны служить такие формы поведения, при выполнении которых индивидом обстановка остается практически неизменной. Предполагается, что в подобных ситуациях влиянием внешней стимуляции на регистрируемое поведение можно практически пренебречь. Хороший пример дает пение птиц, особенно в тех случаях, когда самец, рекламирующий свою территорию, не имеет конспецифических соседей, т.е. находится в условиях акустической изоляции от прочих поющих самцов своего вида.

В рамках поставленной задачи особый интерес представляют такие виды пернатых, у которых песня строится из большого числа исходных единиц. Это обстоятельство заставляет поющего самца использовать сложную комбинаторику акустических сигналов, что в свою очередь предполагает определенную свободу принятия решений в выборе строительных блоков песни по ходу ее исполнения. Основной вопрос состоит в том, какова роль импровизации на фоне неких генетически заданных правил генерации протяженных во времени акустических конструкций. Анализ ситуаций подобного рода позволяет коснуться фундаментальной проблемы самоорганизации поведения.

В рамках очерченного подхода к анализу временной организации песни птиц оптимальной стратегией мы считаем следующую. Во-первых, исследователь должен располагать достаточно длительной одноразовой записью вокализации одного (фокального) самца. Анализ такой фонограммы дает возможность составить каталог элементарных строительных блоков песни у данной особи и оценить масштаб их вариабельности. На следующем этапе исследования следует выяснить, насколько стандартны у данной особи правила комбинирования исходных элементов при воспроизведении песни в целом. Сопоставление полученных результатов с данными по другим самцам позволит судить о степени видоспецифичности самих репертуаров строительных блоков песни и о том, насколько в пределах данного вида устойчивы правила их комбинирования в составе протяженных песенных конструкций.

В настоящей работе предложенная программа реализована на примере песенного поведения камышовки-барсучка, *Acrocephalus schoenobaenus* L. 1758. Три главные особенности вокализации данного вида делают ее весьма удобным объектом для структурного анализа песенного поведения птиц. Это, во-первых, значительное, но при этом вполне обозримое разнообразие строительных блоков песни (обозначаемых далее как «ноты»). Во-вторых, относительная простота акустической структуры этих исходных единиц. И, в-третьих, сравнительно несложный характер тех приемов, за счет которых достигается высокое разнообразие песни (объединение одинаковых нот в гомотипические серии, чередующиеся друг с другом по ходу пения).

---

[1] Е.Н. Панов, В.А. Непомнящих, А.С. Рубцов. Зоол. журн. 2004 83(4): 464-479.

Материал и методы

Песни камышевки-барсучка весьма своеобразны по своей структуре. Они характеризуются очень высокой акустической продукцией на единицу времени, а также изменением ритма следования звуковых посылок на протяжении однократного сеанса пения длительностью от 10 до 75 *с*. У птиц этого вида в Великобритании средняя продолжительность такого сеанса составляет 14.7–29.3 *с* (Catchpole, 1976). Каждый сеанс подразделяется на три фазы. На протяжении первой из них звуковые посылки (как правило однотипные) следуют друг за другом с довольно протяженными паузами, длительность которых может меняться весьма нерегулярно. Затем разнообразие используемых нот заметно увеличивается, а длительность пауз резко уменьшается. Это фаза максимально активного пения, на протяжении которой частота следования звуковых посылок может достигать 11 нот/с. Постепенно песня становится более монотонной: самец вновь переходит к многоократному повторению какой-либо одной ноты. При этом темп временного следования звуковых посылок существенно снижается, а разброс длительности пауз заметно увеличивается.

Такую последовательность звуков – начиная со стадии «ленивого» повторения отдельных нот до заключительной фазы (при которой вокализация вновь становится монотонной и мало организованной) – принято рассматривать в качестве единой, целостной песенной конструкции. Считают, что это функциональный аналог короткой стереотипной песни (длительностью порядка 2 *с*) у таких птиц как, скажем, зяблик или лесной конек. При этом указывают, что по богатству звуками одна «песня» барсучка равноценна не менее чем 10 дискретным песням названных видов (см. Catchpole, 1976). С нашей точки зрения, сплошная последовательность звуков, воспроизводимая поющим самцом барсучка, резко отличается по характеру организации от короткой стереотипной песни прочих воробьинообразных. В дальнейшем мы будем называть такую вокальную конструкцию *однократным сеансом пения*.

Фонограммы песен фокального самца получены 9 июня 1996 г. на одном из островов Рыбинского водохранилища (Вологодская обл., Дарвинский заповедник). Запись производилась с использованием портативного магнитофона Sony TCM-121 в период максимальной песенной активности (6–7 *ч* утра) на протяжении одного часа. Для анализа были выбраны только достаточно репрезентативные фрагменты продолжительного пения (24–300 *с*), не прерывавшегося большими паузами. В итоге чистое время записи, использованной для анализа, составило 11 *мин* 30 *с*.

Записи визуализированы в Лаборатории сравнительной этологии и биокоммуникации РАН с использованием компьютерного спектроанализатора Spectralab. Во всех тех случаях, когда надежная дифференциация двух или более типов нот вызывала затруднение при использовании спектрографического анализа, мы использовали также амплитудный анализ. Для последующей статистической обработки каждый тип нот обозначали определенной буквой латинского алфавита. В первоначальной грубой классификации выделили 24 типа нот. Большинство из них, как выяснилось позже, варьируют внутри себя. Такие варианты обозначали литерой, первоначально присвоенной типу в целом, но с добавлением числового индекса (например, A_1, A_2, A_3). Поскольку эти варианты лишь в небольшой степени отличаются друг от друга по акустической структуре, их обычно можно выстроить в континуальный ряд (что существенно затрудняет классификацию этих звуков на сонограмме). Описанная более дробная типологизация увеличила каталог исходных элементов песни до 42.

При отображении структуры песни в буквенном выражении вслед за литерой, характеризующей тип ноты, в скобках указывали число нот в их гомотипических сериях. В результате материал, подготовленный для компьютерного анализа, выглядел следующим образом: A B(2) A B G(26) G_1(2) G(6) G_1(3) G(4) G_1(7) G(3) G_1(3) G(3) G_1(19) H_1(4) G_1(5) H_1(3) G_1(5) G_1(5) и т.д.

Проанализированные фрагменты песни фокального самца содержат в себе 3626 нот (синоним – звуковая посылка), объединенных в 1032 гомотипические серии. В предельном случае «серией» считали одну-единственную посылку, резко отличную по акустическим параметрам от посылок предыдущей и последующей серий. Так, фрагмент песни …(1)AAA (2)B (3)AAAA (4)CCC… рассматривали как состоящий из четырех серий. Длительности пауз в сериях измеряли на экране монитора через каждые 5 с использованием программы Spectralab.

Для анализа внутривидовой изменчивости песен и степени устойчивости ее характеристик проанализированы фонограммы песен еще 9 самцов из фонотек Лаборатории сравнительной этологии и биокоммуникации РАН и Государственного Дарвиновского музея. Эти записи длительностью от 57 до 420 *с* получены Е.Н. Пановым в Вологодской и Омской области и И.Д. Никольским в Литве, Псковской и Московской облфстях. Их суммарная длительность составляет 35.5 *мин*.

Статистические расчеты выполнялись с помощью пакета программ Statistica 6.0 (StatSoft, Inc.). Для решения некоторых задач (построения кривых выживания и матриц переходов) использовали программы, разработанные авторами для этих целей.

Для анализа закономерностей повторения нот разного типа в составе гомотипических серии строили так называемые «кривые выживания»: зависимость логарифма количества серий, длина которых равна заданному числу нот, или больше его от соответствующего числа. Если повторение однотипных нот представляет собой пуассоновский процесс (т.е. вероятность повторения ноты постоянна независимо от числа предыдущих нот в серии), то на таком графике зависимость описывается линейной регрессией. Соответствие зависимости такой регрессии проверяли путем подбора параметров регрессионного уравнения методом наименьших квадратов и затем оценивали ошибку вычисления параметров.

Для анализа повторяемости нот оценивали также распределение длин серий геометрическому распределению. Последнее является дискретным аналогом экспоненциального распределения. Геометрическое распределение описывает случайный пуассоновский процесс, состоящий из событий, которые имеют место в дискретные интервалы времени одинаковой продолжительности. Последовательность однотипных нот в серии соответствует таким событиям. Для сравнения эмпирических распределений с геометрическим использовали критерий Колмогорова-Смирнова.

Для определения связи между числом нот в последовательных гомотипических сериях использовали непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (R). Отличие распределения частот разных категорий нот от равномерного распределения оценивали с помощью критерия χ^2.

Проведенный анализ показал, что появление ноты того или иного типа зависит не только от предыдущей ноты, но и от нот, которые появлялись гораздо раньше. Это делает традиционный анализ переходных вероятностей от одной предыдущей ноты к другой ноте недостаточно информативным. Поэтому мы сочли возможным отказаться от данной процедуры.

Результаты

Структура и организация песни фокального самца

Репертуар нот. В фонограмме общей длительностью 11.5 *мин* мы выделили 42 структурных варианта нот. Все их разнообразие можно условно подразделить на три основные категории. Это, во-первых, короткие широкополосные посылки типа щелчков с более или менее равномерным заполнением спектра. Некоторые из них имеют четко выраженную гармоническую структуру с межгармоническими интервалами порядка 0.5–0.9 кГц (рис.

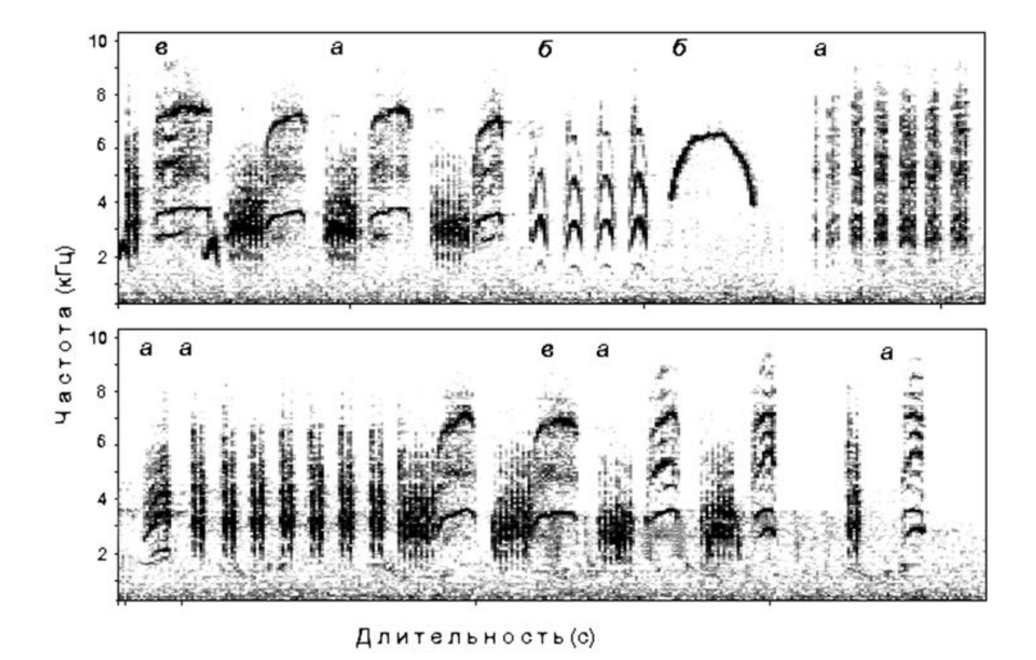


Рис. 1. Три категории нот в песнях камышовки барсучка: *а* – широкополосные, *б* – тоновые, *в* – «промежуточные».

1 *а*). Для некоторых типов в зонах концентрации энергии характерна амплитудная модуляция, иногда в сочетании со слабым изменением частоты от начала к концу посылки. Вторую категорию составляют тоновые сигналы с интенсивной частотной модуляцией, иногда – с более или менее четко выраженными обертонами (рис.1 *б*). Ноты, которые мы относим к третьей категории, носят как бы промежуточный характер между двумя названными классами звуков. Здесь заполнение частотного спектра в целом равномерно, но выделяются 2–4 области доминантных частот, в которых прослеживается выраженная частотная модуляция. Эти зоны выглядят как гармоники (рис. 1 *в*), причем в некоторых случаях характер их огибающих позволяет предположить, что сигнал воспроизводится одновременно двумя генераторами звука. По длительности эти ноты близки к максимально протяженным посылкам первой категории широкополосных сигналов.

Обобщенные структурные характеристики выделенных категорий нот приведены в табл. 1. Как видно из этой таблицы, все акустические параметры широко варьируют в пределах каждой из трех категорий. Сказанное относится, в частности, к распределению зон концентрации энергии внутри звуковых посылок. Поскольку этот показатель уникален для каждого из 42 типологических вариантов нот и не может быть представлен в усредненной форме, в таблице приведены лишь некоторые примеры наблюдаемой широкой вариабельности данного параметра.

По признаку продолжительности почти все типологические варианты широкополосных нот могут быть выстроены в плавный ряд с шагом изменений длительностей в 1 *мс* (1–2–3–4 *мс*, и т.д. – до 12 *мс*). Из этого ряда отчасти выпадают более протяженные ноты (16–23 *мс*), в морфологическом ряду которых длительность меняется скорее скачкообразно. Максимальный по длине (26 *мс*) структурный элемент «А» состоит из двух посылок длительностью 17 и 6 *мс*, разделенных паузой в 3 *мс* (рис.2 *А*). По признаку распределения максимумов энергии изменчивость данной категории нот гораздо менее регулярна, чем по длительности (табл. 1), хотя и носит в общем континуальный характер.

Таблица 1. Основные характеристики трех категорий нот в песнях фокального самца

Типы нот	Степень разнообразия: количество структурных вариантов	Длительность (мс)	Частотный диапазон (кГц)	Зоны концентрации энергии (кГц)
1. Широкополосные шумовые	15	2 – 26	1.4 – 9.0	(1.4; 3.8-5.0; 5.6-6.7; 7.6) (1.8; 2.3; 3.5-4.6; 5.4-6.0) (2.0-2.5;2.6-3.2; 4.2-4.9; 5.6-6.1; 6.8-7.3)* (2.2; 3.0; 3.8-4.5; 5.9-6.1)** (2.2; 3.4-3.6; 3.8-4.7) ** (2.5; 2.9; 5.0; 5.5; 6.0) (2.5; 3.1; 4.8; 6.2) (2.5; 3.2; 3.7; 4.3; 4.8; 6.1) (3.0; 4.5; 6.0) (3.5-4.0)
2. Тоновые	20	4 –24	2.3 – 7.7	(2.3-3.4) * (4.5-8.5) * (2.5-4.0; 4.7-6.2) * (7.7-3.4-6.5) ***
3. Шумовые с доминантными частотами	7	18 – 25	1.2 – 8.4	(1.2-2.0; 2.5-3.6)* (2.8-4.0; 4.1-6.0; 6.4-7.8)* (2.9-3.5; 4.0- 5.0-4.6; 6.3-7.1)** (2.9; 3.6-4.4; 5.9-6.1; 7.4)

* падение частоты.
** повышение частоты.
*** ∩-образная огибающая.

Тоновые посылки второй категории выглядят гораздо более разнообразными как по длине, так и по частотному диапазону. Особое своеобразие каждому их типологическому варианту придает форма огибающей. Она может быть колоколообразной, ∩-образной либо характеризуется резким падением (или возрастанием) частоты от начала к концу посылки. Некоторые типы нот данной категории состоят как бы из двух элементов: за коротким импульсом шумовой природы без паузы следует звук чистого тона.

Посылки третьей категории (так называемые «промежуточные») в наименьшей степени изменчивы по признаку длительности, варьируя в небольших пределах порядка 18–25 *мс*. Иными словами, эти посылки относятся к числу элементов с максимальными показателями длительности. Один из них (R) состоит, подобно шумовому элементу А, из двух фрагментов длительностью 15 и 4 *мс*, разделенных паузой в 3 *мс* (рис. 2 *Г*).

Количественные характеристики использования нот разных категорий в песне фокального самца. Ноты, отнесенные нами к трем разным категориям, представлены в песнях фокального самца в существенно разных пропорциях (табл. 2).

Нетрудно видеть, что основным строительным материалом песни служат широкополосные посылки первой категории, несмотря на то, что по структурному разнообразию они уступают нотам двух других категорий, вместе взятых (см. табл. 1). Шумовые ноты численно преобладают над нотами двух других категорий как по абсолютному количеству (3044, т.е. 83.9% от общего числа нот в выборке), так и по представленности в гомотипических сериях (796 серий из 1032, 77.2%). Серии, состоящие из тоновых нот, используются в песне фокального самца в 4 раза реже по сравнению с сериями шумовых посылок (24.1%). Серии, построенные из посылок «промежуточного» характера,

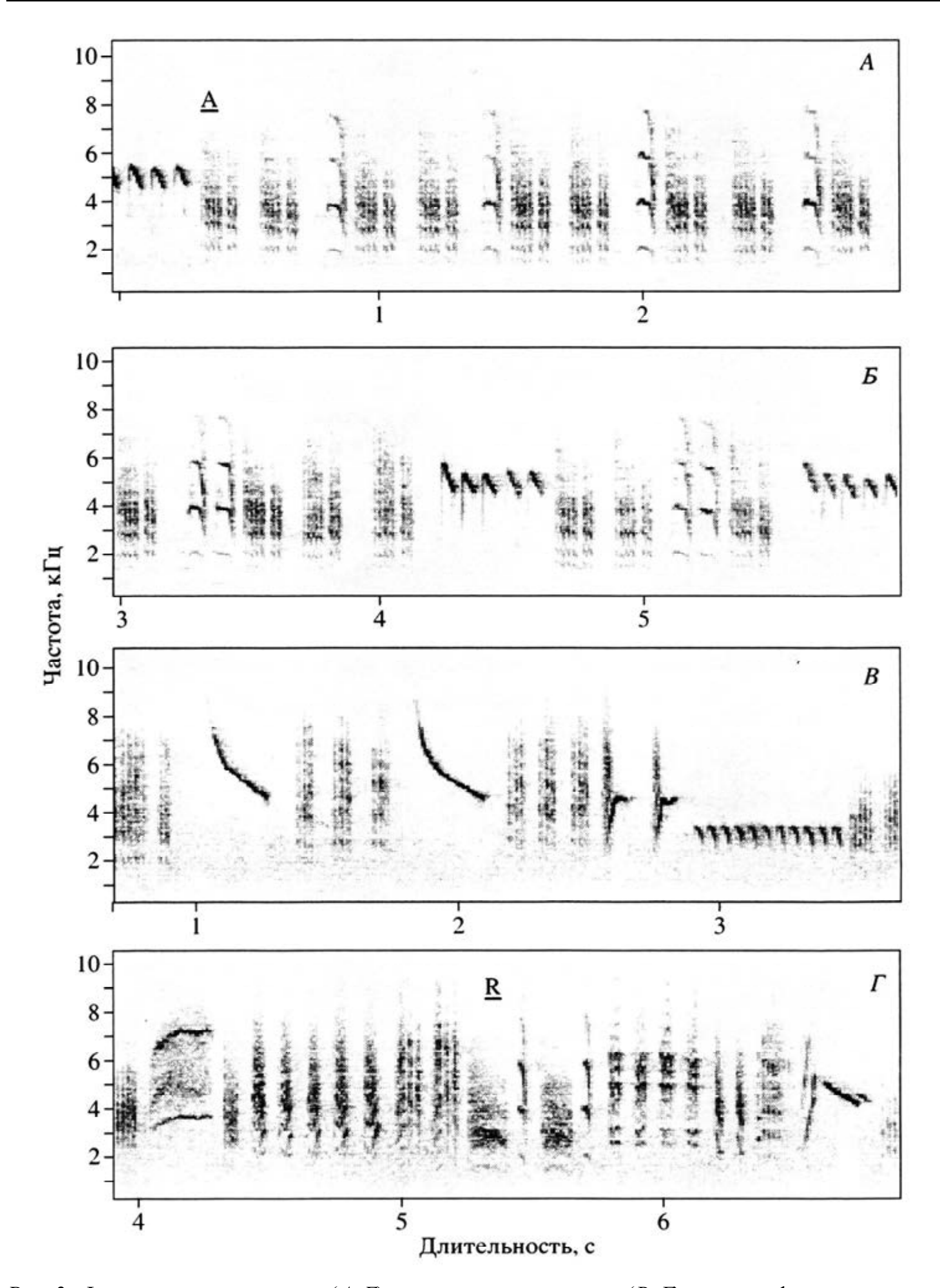


Рис. 2. Фрагмент инерционного (*А*, *Б*) и инновационного типа (*В*, *Г*) в песнях фокального самца.

составляют всего лишь 5.5% от числа серий шумовых посылок. Еще ярче эти различия выглядят при сопоставлении абсолютных значений встречаемости нот, относимых нами к трем разным их категориям. Распределение частот нот разных категорий (см. табл. 2) статистически значимо отличается от равномерного: $\chi^2 = 4275.67$, $df = 2$, $p<0.0001$. Также отличается от равномерного распределение числа серий нот разных категорий: $\chi^2 = 922.70$, $df = 2$, $p<0.0001$.

Таблица 2. Доля нот трех разных категорий в песне фокального самца

Типы нот	Число и доля (в %) нот данного типа	Число и доля (в %) гомотипических серий
1.Широкополосные шумовые	3044 (83.9)	796 (77.1)
2. Тоновые	528 (14.6)	192 (18.6)
3. Шумовые с доминантными частотами	54 (1.5)	44 (4.3)
Всего	3626 (100.0)	1032 (100.0)

Численное доминирование шумовых нот во многом объяснимо, поскольку именно они оказываются теми звуками, которые самец склонен дублировать в песне в гораздо большем числе копий, нежели ноты двух других категорий (табл. 3). Как можно видеть из этой таблицы, шумовые ноты чаще, чем все прочие, объединены в гомотипические серии, состоящие из большого количества посылок (более 5, максимально до 45 – см. табл. 2).

Характер дублирования внутри серий нот тонового характера существенно варьирует в зависимости от длины этих нот. Короткие ноты длительностью порядка 4–8 *мс* могут формировать протяженные серии, включающие максимально до 59 однотипных элементов. Что касается более протяженных нот (24–27 *мс*), то их самец, как правило, вставляет в качестве одиночных посылок между сериями шумовых нот. Такие одиночные вставки чаще всего представлены самыми длинными тоновыми нотами и посылками «промежуточного» типа. В песне фокального самца исключительно в «односложных» сериях встречены 10 вариантов тоновых нот и 3 варианта «промежуточных» (соответственно 47,6 и 37,5% от общего числа типологических вариантов нот двух данных категорий).

Сказанное указывает на существование некой общей тенденции, суть которой в том, что элементы с максимальной длительностью обычно не образуют истинных серий, а

Таблица 3. Степень дублирования нот разных категории внутри гомотипических серий

Тип нот	Количество серий с данным числом нот								
	1	2	3	5	6	7	9	10	11
Широкополосные шумовые	242	215	120	49	30	21	5	6	6
Тоновые	123	33	9	3	3	1	1	1	2
Шумовые с доминантными частотами	38	2	4	–	–	–	–	–	–
Всего	403	250	133	52	33	21	6	7	8
	Количество серий с данным числом нот								
Тип нот	12	13	14	15	16	17	19	20	>20
Широкополосные шумовые	5	3	4	–	2	1	2	2	20 (max 45)
Тоновые	–	2	3	–	_	_	_	_	4 (max 59)
Шумовые с доминантными частотами	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Всего	5	5	7	-	2	1	2	2	24

используются в качестве единичных вставок между сериями, состоящими из коротких нот (рис. 1, сигнал *б*).

В песне барсучка численно преобладают серии, включающие в себя от 2 до 5 нот (49,9%). Серии, содержащие более 5 нот (максимально до 59), составляют в проанализированной выборке 12.8%. Что касается «односложных» серий (представленных, главным образом, длинными тоновыми элементами и нотами «промежуточного» типа), то их доля составляет 37.3% от общего числа серий в выборке (385).

Вариабельность длины пауз как значимый структурный компонент песни. Во временной организации песни исследованного вида варьирование длины пауз между звуковыми посылками играет весьма важную роль.

Мы уже бегло касались вопроса об изменениях длительности пауз на протяжении каждого однократного сеанса пения (см. раздел Материалы и методы). Из сказанного там следует мысль о тесной связи длины пауз с уровнем мотивации поющего самца. В первой фазе песни звуковые посылки (чаще всего однотипные шумовые ноты) следуют друг за другом с довольно протяженными паузами, длительность которых может меняться весьма нерегулярно (15–37 *мс*, в среднем 22.5 ± 7.63 *мс*, n =20). Затем, в фазе наиболее активного пения, разнообразие используемых нот заметно увеличивается, а длительность пауз резко уменьшается (2–12 *мс*, в среднем 6.4 ± 2.31 *мс*, n =107). Отличия от средней длины пауз в начале сеанса пения высоко достоверны ($t = 6.47$, $p<0.001$). Постепенно песня становится более монотонной: самец вновь переходит к повторению одной и той же ноты (взятой чаще всего из числа широкополосных вариантов). При этом темп временного следования звуковых посылок снижается до уровня, наблюдавшегося в начале сеанса пения, а разброс длительностей пауз соответственно увеличивается.

В рамках задачи, поставленной в настоящей работе, наиболее интересен вопрос о том, можно ли говорить о неких стандартных правилах изменения длительности пауз между нотами на протяжении фазы максимально активного пения. Создается впечатление, что такие правила существуют. Прежде всего следует подчеркнуть, что в каждой данной серии длительность пауз между нотами есть параметр, столь же жестко контролируемый певцом, как и структурные особенности самих нот (их длительность и частотные характеристики). В наиболее универсальной форме сказанное выражается в том, что длительность пауз поразительно мало варьирует на протяжении всего того времени, пока воспроизводится серия, состоящая из нот одного структурного типа, сколь бы значительным ни было число нот, слагающих серию (их может быть несколько десятков). Выявлена также тенденция к положительной корреляции между длительностью нот, слагающих данную серию, и стандартной (для данной серии) длительностью пауз между ними ($r = 0.43$, $p = 0.000003$). Эта тенденция, однако, часто нарушается за счет того, что при переходе от повторения нот одного типа к дублированию звуковых посылок иной длительности длина пауз сохраняется той же, как бы по инерции. Следует подчеркнуть, что именно жесткая ритмика следования нот данной длины и с данными частотными характеристиками делает серию в целом реальной структурной единицей, отчетливо выделяющейся в потоке акустической продукции поющего самца.

Поскольку продолжительность пауз между посылками имеет явную тенденцию позитивно коррелировать с длиной самих посылок, наиболее протяженные паузы следовало бы ожидать в сериях, состоящих из самых длинных посылок (20 *мс* и более). Однако именно эти посылки никогда не повторяются даже дважды кряду. Они практически неизменно используются в качестве «односоставных» вставок, иллюстрируя собой предельный случай «серий», состоящих лишь из одной ноты каждая. Проведенный анализ показывает, что подобной вставке нередко (хотя и не всегда) предшествует пауза,

O → T → H/G ↓↑ → M → R → H/M ↓↑ → R → H/M ↓↑ → G/M ↓↑ → I →

H → G → H → O → T → L → H/M ↓↑ → G/M ↓↑ → H → D → H → M →

H/L ↓↑ → O → H/L ↓↑ → G → H/M ↓↑ → G/M ↓↑ → O/M ↓↑ → B/M ↓↑ → O/M ↓↑ → S...

Рис. 3. Структура фрагмента песни камышевки-барсучка. Типы нот обозначены разными буквами. Ноты одного типа, повторяющиеся подряд в серии, обозначены одной буквой, также как и вариации в пределах типа. Горизонтальные стрелки указывают на последовательность нот разного типа в инновационных фазах пения, а вертикальные – на чередование нот двух типов в инерционных фазах.

превышающая по длине паузы предыдущей серии. Гораздо чаще сравнительно протяженной оказывается также пауза, отделяющая односложную вставку от той серии, которая непосредственно следует за ней. Как уже упоминалось, «односложные» серии представленны главным образом длинными тоновыми элементами и нотами «промежуточного» типа. В фонограммах других самцов в качестве односоставных вставок обнаружены также максимальные по длине широкополосные ноты.

Общие принципы временной организации песни. Из всего сказанного выше следует, что песня барсучка выглядит как последовательность серий широкополосных звуковых посылок, которые эпизодически чередуются с посылками иной акустической структуры. Последние либо также объединены в серии (если речь идет о коротких тоновых посылках), либо фигурируют в качестве единичных вставок между сериями широкополосных нот (тоновые посылки максимальной длительности, ноты «промежуточного» характера).

Как оказалось, этот общий принцип оперирования с исходным акустическим материалом подвержен очевидным модификациям по ходу исполнения песни. Нам удалось выявить два существенно разных типа комбинаторики. Они различаются по структурному разнообразию соответствующего фрагмента песни и по частоте чередования кластеров, состоящих из нот с разными акустическими характеристиками. Один тип мы назвали *инерционным*, второй – *инновационным*. Инерционный модус в наиболее выраженной форме наблюдается в начале и в конце единичного сеанса пения (см. Материал и методы), когда самец многократно повторяет ноты лишь одного-единственного типа. Сходная манера исполнения возможна и в разгар однократного сеанса пения. Но здесь песенные конструкции инерционного типа состоят из монотонного чередованием серий, состоящих уже из двух или трех вариантов нот (рис.2, *А* и *Б*). По-иному выглядят фрагменты инновационного типа, поскольку здесь самец систематически вводит в песню все новые и новые варианты нот (рис. 2, *В* и *Г*).

Различия между инерционным и инновационным типами комбинаторики отражены в табл. 4. В ней показано также, как именно самец по ходу исполнения песни вводит в нее новые строительные блоки (см., в частности, строки 1-3). В песнях барсучка на-

Таблица 4. Характер компановки нот разных типов и их повторения по ходу пения фокального самца

Фрагменты фонограммы	Время записи	Число типов нот	Число посылок	Ноты и порядок их следования
Начало записи, фрагмент 1: (безостаново-чное	12 с	3	83	C$^{(8)}$ **A**$^{(2)}$ **B A**$^{(2)}$ **B A**$^{(2)}$ **B A**$^{(2)}$ **B A**$^{(2)}$ **B**$^{(2)}$ **A** C$^{(5)}$ **A**$^{(2)}$ **B**$^{(2)}$ **A** C$^{(5)}$ **A**$^{(2)}$ C$^{(6)}$ **A B**$^{(2)}$ **A B A B A B**$^{(2)}$ **A**$^{(2)}$ **B A B**$^{(2)}$ **A**$^{(2)}$ **B**$^{(2)}$ **A**$^{(3)}$ **B**$^{(2)}$ **A**$^{(2)}$
пение 1 мин. 8 с)	33 с	2	543	**B**$^{(3)}$ ►D$^{(33)}$ **B** D$^{(26)}$ D$^{(9)}$ D$^{(1)}$ D$^{(28)}$ **B** D$^{(13)}$ **B** D$^{(18)}$ **B**$^{(2)}$ D$^{(14)}$ **B** D$^{(17)}$ **B** D$^{(11)}$ **B** D **B** D$^{(14)}$ D$^{(11)}$ **B** D$^{(14)}$… D$^{(20)}$ **B** D$^{(14)}$ D$^{(13)}$ **B** D$^{(33)}$ **B** D$^{(10)}$ **B** D$^{(7)}$ **B** D$^{(31)}$ **B**$^{(2)}$ D$^{(32)}$ **B**$^{(2)}$ D$^{(23)}$ **B**$^{(2)}$ D$^{(12)}$ B$^{(2)}$ D$^{(16)}$ **B**$^{(2)}$ D$^{(34)}$ **B**$^{(3)}$ D$^{(7)}$ *B/D** D$^{(4)}$ **B**$^{(2)}$ D$^{(31)}$ **B**$^{(2)}$ D$^{(12)}$
	22 с	2	158	►E$^{(23)}$ ►F E$^{(14)}$ F$^{(2)}$ E$^{(59)}$ ** F$^{(14)}$ F$^{(3)}$ E$^{(10)}$ F… E$^{(24)}$ F E$^{(2)}$ F$^{(4)}$
Середина записи, фрагмент 6 (59 с)	8 с	10	159	H$^{(43)}$*** ►**A**$^{(9)}$ H$^{(5)}$ ►G$^{(4)}$ ►J$^{(4)}$ G$^{(5)}$ H G H G **A**$^{(4)}$ J **A**$^{(3)}$ A'$^{(2)}$… **A**$^{(11)}$ **A** ► N G'$^{(3)}$ N G'$^{(3)}$ ►Y$^{(2)}$ E'$^{(11)}$ A'$^{(4)}$ ►O H$^{(6)}$ ►R$^{(2)}$ H$^{(4)}$ ► I$^{(2)}$ ►Z ►**D**$^{(18)}$ G'$^{(4)}$ …
Конечная часть записи, фрагмент 8 (2 мин 17 с)	16.0 с	4	80	**B**$^{(9)}$ **A B**$^{(3)}$ **A B**$^{(2)}$… **B**$^{(2)}$ **A B**… **B**$^{(3)}$ **A B A B**$^{(2)}$ **A B A B A B**$^{(2)}$ **A B A B A B A B**$^{(2)}$ **A B A B A**$^{(2)}$ **B A B**$^{(2)}$ **A B A**$^{(2)}$ **B A**$^{(6)}$ ►G$^{(2)}$ **A**$^{(2)}$ G$^{(4)}$ G►P G P G P

Примечание. Цифры в скобках – число нот данного типа в серии.
Полужирным шрифтом выделены типы нот, повторяющиеся в разных фрагментах песни.
Многоточием показаны паузы длиной порядка 1 с; ► введение новых нот.

* посылка, промежуточная между B и D
** длительность серии 7 с
*** H_4 – «шумовой с обертонами». Длительность серии 7 с.

блюдается систематическое чередование инерционных и инновационных фрагментов. Инерционные фрагменты, разделенные инновационными, обычно (хотя и не всегда) различаются по составу используемых в них, чередующихся нот. Кроме того, в некоторых случаях два инерционных фрагмента, различающихся по крайней мере по одному типу используемых нот, могут следовать непосредственно один за другим без промежуточной инновационной фазы (см. рис. 3). Различия между инерционным и инновационным типами указывают на определенную нестационарность процесса пения. Это обстоятельство существенно в плане формулирования гипотез о том, каковы могут быть нейрофизиологические механизмы контроля со стороны самца за исполнением его песни. Этого вопроса мы еще коснемся ниже (см. Обсуждение).

Правила использования и смены нот

Как уже говорилось, однотипные ноты имеют тенденцию повторяться по нескольку раз, но это повторение зависит от нескольких факторов, рассмотренных ниже. Прежде всего повторение гораздо чаще наблюдается в инерционных фрагментах, чем в инновационных.

Кроме того, степень повторяемости нот зависит от их типа. Проведенный анализ показывает, что повторение однотипных нот не является случайным пуассоновским процессом: доля серий с относительно большим числом нот оказывается выше, чем можно ожидать в процессе случайного характера. Иными словами, вероятность повторения однотипных нот возрастает по мере того, как их число увеличивается от серии к серии (рис. 4).

Та же закономерность обнаружена в отношении тоновых нот и широкополосных посылок с доминантными частотами. Однако наклон кривых выживания для нот каждой из трех выделенных категории различен. Количество длинных серий, состоящих из нот этих двух категорий, убывает быстрее, чем в случае широкополосных нот. Необхо-

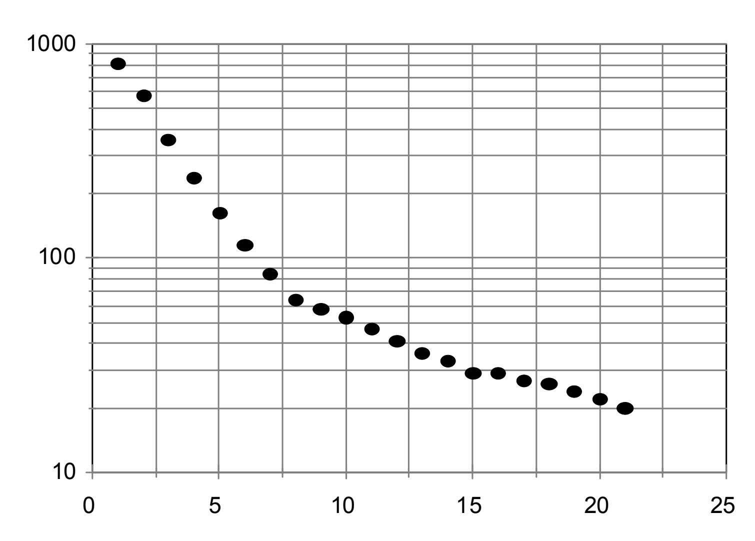


Рис. 4. Кривая выживания для широкополосных шумовых нот в гомотипических сериях. Абсцисса: число нот в серии (линейный масштаб). Ордината: количество серий (логарифмический масштаб). Каждая точка обозначает количество серий, число нот в которых равно или превышает соответствующую цифру на оси абсцисс. Для пуассоновского процесса все точки должны укладываться в прямую линию, однако для данных нот этого не происходит: кривая постепенно становится более пологой.

димо, однако, подчеркнуть, что даже в пределах одной категории кривые выживания для разных типов нот могут сильно различаться. Для некоторых типов нот кривая выживания соответствует пуассоновскому процессу.

Анализ распределений длин серий с нотами разных типов показал, что они значительно отличаются как друг от друга (даже в пределах одной категории), так и от геометрического распределения. Последнее различие связано с тем, что для некоторых типов нот серии чаще всего состоят из 2–4 посылок, а не из одной, как следовало бы ожидать от геометрического распределения. Эти данные свидетельствуют также о том, что вероятность повторения ноты может увеличиваться, если она уже повторялась. Однако разброс частот в распределениях очень велик и поэтому в большинстве случаев не удалось показать достоверное отличие от геометрического распределения.

В целом данные о кривых выживания и распределении длин серий показывают, что вероятность повторения нот и, соответственно, длина серии зависит от типа ноты. Мы полагаем, что дополнительный анализ длины серий для нот каждого конкретного типа был бы излишним.

Зависимость повторения нот в серии от длины предыдущей серии. В инерционных фрагментах песни обнаружена положительная корреляция чередования числа нот в последовательных гомотипических сериях. Например, в фазе чередования серий MMMMGGGMMMMGGMMMMMGG имеет место корреляция между парами последовательных серий M, разделенных серией G. То же можно сказать в отношении серий G, разделенных серией M. Мы вычислили коэффициенты корреляции Спирмена (*R*) для наиболее часто встречающихся широкополосных нот G, H и M в наиболее продолжительных фонограммах песен фокального самца. Для ноты H в двух фрагментах пес-

Таблица 5. Зависимость последующего типа нот от типа нот в предыдущих гомотипических сериях (каждая буква обозначает серию нот одного типа)

	Последующий тип нот									
Предыдущие типы нот	M	L	H	G	N	O	P	R	D	Всего
MH	39	1							1	41
GH	1			31		1				33
LH		8		2						10
RH	1									1
DH	1									1
OH		1								1
HM			39	2				1		42
GM			2	4				1		7
RM			1							1
HG	1		33							34
MG	5	1								6
HL			9			1				10
GL			1							1
MR	1		1							2
HD			1							1
LO			1							1
Всего	49	11	88	39	0	2	0	2	1	192

ни фокального самца R=0.48 и 0.52 (соответственно, p <<0.0001, p = 0,001). Для ноты M в одном из этих фрагментов R = 76, p << 0.0001, а для ноты G R =0.33, p = 0.03.

Эти данные показывают, что число нот в серии не является случайным: повторение нот в серии зависит от длины предыдущей серии нот такого же типа. Обнаруженная корреляция может частично объяснить, почему повторение нот в гомотипических сериях – не случайный пуассоновский процесс.

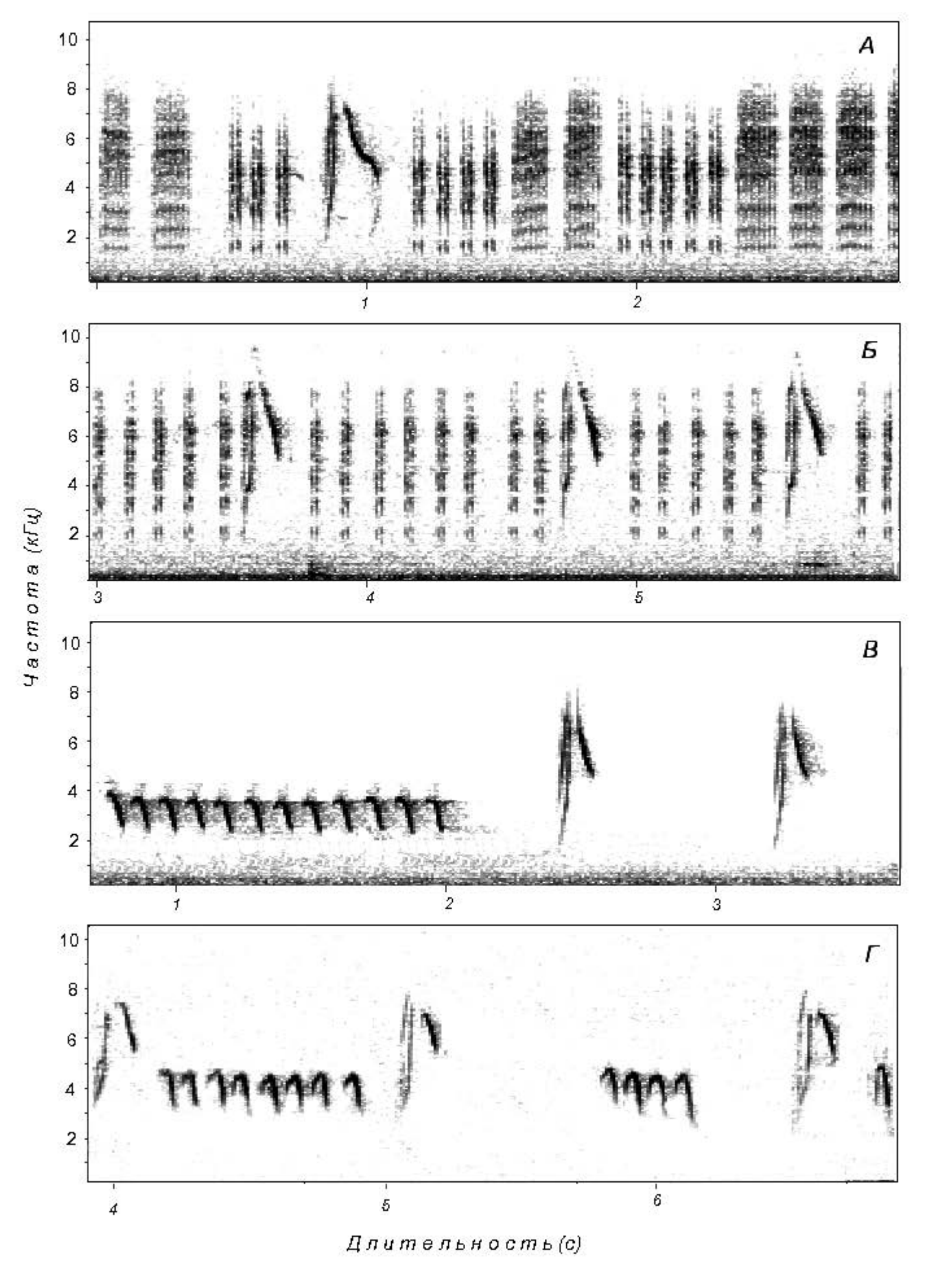


Рис. 5. Гомологичные тоновые ноты в песнях 4 самцов камышевки-барсучка. *А* – Псковская обл.; *Б* – Литва; *В* – Московская обл.; *Г* – Омская обл.

В то же время отсутствует корреляция между числом нот в парах серий разного типа. Например в чередовании MMMMGGGGMMGGG не обнаружено корреляций между длиной серий M и G .

Повторение пар нот. Если текущая гомотипическая серия прерывается, то следующая нота чаще всего относится к тому же типу, что и ноты из серии, предшествующей текущей. Так, после серий AAA–BBB с наибольшей вероятностью начнется серия A, и наоборот, после BBB–AAA следует ожидать серию B. Эта зависимость продемонстрирована в табл. 5. Можно видеть, что переход от серии H к сериям M или G определяется в основном тем, какая серия предшествовала серии H. Различие статистически значимо при попарном сравнении ($p < 0.05$) переходов после MH и GH, после GH и LH и т.д. ($p < 0.05$, критерий Фишера). Аналогичная достоверная зависимость имеет место при сравнении переходов после HM и GM, а также после HG и LG. Аналогичные зависимости наблюдаются и при анализе порядка следования других пар нот. Эти зависимости могут служить количественной характеристикой инерционной фазы пения.

Внутривидовая изменчивость песни

Сравнение репертуаров нот, используемых в песне фокального самца и 9 самцов того же вида из других регионов России показало, что типология широкополосных нот, разработанная для описания модельной фонограммы, вполне применима ко всем прочим проанализированным фонограммам. При сохранении единых структурных типов небольшие межиндивидуальные различия касаются в основном вариаций в распределении доминантных частот в том или ином типе широкополосных посылок. Сказанное справедливо и в отношении тоновых нот в песнях разных самцов (рис. 5).

Репертуары трех самцов, наблюдения за которыми проводили в Великобритании, включали в себя 37, 45 и 52 типа нот. В выборке в целом выявлено 63 типа нот, из которых 28 оказались общими для всех трех самцов, хотя в тонкой структуре этих нот обнаружены индивидуальные различия в распределении частотных максимумов. Нота каждого данного типа использовалась разными самцами с существенно разной частотой. Число нот, уникальных для каждого из них, составляло, соответственно, 5, 3 и 11 (Catchpole, 1976). Несколько широкополосных посылок британских барсучков, изображенных на сонограмме в этой работе, ничем существенным не отличаются от тех, что получены при визуализации фонограмм из разных регионов европейской России и Западной Сибири.

Таким образом, сходство индивидуальных репертуаров оказывается весьма высоким, что несколько неожиданно, если принять во внимание ту свободу, с которой каждый самец оперирует со своим весьма обширным репертуаром нот.

Обсуждение

Видоспецифичность песенного поведения и отсутствие индивидуального стереотипа пения. Как показали результаты сравнения вокализации разных самцов, видовая специфика песни камышовки-барсучка обязана тому, что структура базовых акустических элементов высоко сходна у разных самцов, а эти элементы комбинируются в соответствии с немногими общими правилами. Согласно первому из этих правил, в однократном сеансе пения явно преобладают фрагменты инерционного типа – с устойчивым повторением и чередованием всего лишь двух-трех нот в каждом из них. Соотношение во временных характеристиках двух типов последовательностей (инерционого и инновационного) показано в табл. 6.

Ноты, слагающие оба типа последовательностей, очевидным образом контрастируют друг с другом по тем или иным акустическим параметрам (по распределению

Таблица 6. Чередование инерционных и инновационных фрагментов в песне самца камышовки-барсучка (Литва, 25.VI 1981 г., непрерывная запись 3,5 мин.)

Тип фрагмента	n	Порядковые номера фрагментов	Длительность, с	Всего времени, с (%)	Число нот в составе фрагментов (%)
Инерционные, включающие 2 типа нот	5	VI, VIII, XII, XVI, XX	6–9 (7.1±1.30)	39 (18,9)	7 (20.6)
Инерционные, включающие 2 типа нот, с единичными вставками нот других типов	3	II, IV	8–39 (18.7±17.62)	56 (27.1)	9 (26.5)
Инерционные, включающие 3 типа нот	4	X, XIV, XVIII, XXII	4, 8, 9, 10 (7.8 ± 2.63)	31 (15.0)	11 (32.4)
Всего инерционных	12		4–39 (10.6 ±9.12)	126 (60.9)	15 (44.1)
Инновацион-ные	10	I, III, V, VII, IX, XI, XIII, XV, XVII, XIX, XXI	1–25 (7.4 ± 7.80)	81 (39.1)	34 (100.0)
Всего	22			207 (100.0)	34 (100.0)

частот в спектре заполнения, по длительности или по обеим этим характеристикам). Серии, состоящие из нот разных типов, чередуются достаточно предсказуемо, как это показано в табл. 4 (строки 1–3, 5). Принцип контрастности нот (см. Панов и др., 1978) в максимальной степени выражен во фрагментах инновационного типа, которые приурочены к середине однократного сеанса пения, когда уровень возбуждения достигает максимума. Об этом косвенно свидетельствует приуроченность именно к этой фазе демонстративных полетов самца, которые сопровождаются песней, наиболее разнообразной по числу используемых нот.

Важно подчеркнуть также, что в каждой серии постоянными сохраняются не только длина слагающих ее нот, но и длина паузы между ними. Впрочем, из этого правила возможны исключения – например, в начальной и конечной фазах однократного сеанса пения, когда ритм следования посылок существенно нерегулярен, о чем было сказано выше.

Напомним также, что самые длинные посылки (продолжительностью около 20 *мс* и более), в отличие от всех прочих, никогда не образуют истинных серий, а используются лишь в качестве «односоставных» вставок. Можно предположить, что эта закономерность проистекает из ограничений чисто физического свойства, налагаемых на вокализацию механикой звукоизлучающего аппарата (необходимость сделать вдох после произнесение длинной ноты – см. Mota, Cardoso, 2001).

Принимая во внимание все сказанное, можно говорить о некой единой схеме построения песни (видоспецифический стереотип). Что же касается песен каждого данного самца, то они полностью лишены стереотипности, поскольку каждая комбинаторная конструкция, строго говоря, уникальна. Иными словами, в изученных фонограммах сколько-нибудь устойчивая повторяемость комбинаций кластеров нот не обнаружена, Более того, она представляется и теоретически нереальной (см. также Catchpole, 1976).

Причина такого положения вещей состоит в том, что отсутствуют строгие ограничения на порядок следования кластеров нот, относящихся к разным их типам. Любой тип может предшествовать каждому другому и следовать за ним. Не найдено никаких ограничений на сочетания нот. У фокального самца обнаружены только два варианта обязательных парных сочетаний звуков (типы A – шумовой и R – промежуточный). Подавляющее большинство типов нот могут использоваться и в качестве единичных вставок, и как элементы серий, состоящих из широко варьирующего числа посылок.

Максимизация разнообразия. Таким образом, можно видеть, что у изученного вида песня целиком построена на импровизации, характер которой явно предполагает поддержание максимального вокального разнообразия на протяжении всей песни (или, по крайней мере, в срединной фазе максимально активного пения). Возникает вопрос, как эта задача может быть эффективно решена при том сравнительно невысоком разнообразии строительных элементов песни, которыми располагает певец? Репертуар нот, из которых строится песня, ограничен у разных самцов примерно 40–50 структурными вариантами, большинство из которых (короткие широкополосные посылки) лишь в небольшой степени отличаются друг от друга по акустическим характеристикам.

Мы полагаем, что эффект неисчерпаемого разнообразия песни достигается в данном случае с помощью нескольких приемов. Часть из них используется на коротких временах (порядка первого десятка секунд), другие – при исполнении всей песни в целом. Первые можно назвать *тактическими* приемами, вторые – *стратегическими*. Главный тактический прием наиболее очевиден при анализе инновационных фрагментов пения. Имеется в виду систематическое чередование коротких (обычно не длиннее 1.5 *с* каждый) кластеров нот. При этом каждая данная серия и непосредственно следующая за ней различаются сразу по трем параметрам: по длительности нот, по частотным характеристикам (спектр заполнения и/или распределение зон концентрации энергии) и по длине пауз между нотами. Сочетание определенной длины посылок и пауз между ними подчеркивает индивидуальность кластера в целом и акцентирует смену звучания (вокальной темы) при переходе к следующему кластеру.

Даже в тех фрагментах песни, где используется небольшое число типов нот (фазы инерционного пения), эффект разнообразия может быть усилен благодаря способности певца варьировать звучание одной и той же ноты. Например, в последовательности типа …AAAAABBBCCCAAACCBB… вторые три ноты A могут звучать с несколько иным тембром, чем первые пять. То же справедливо и в отношении нот B и C. Определенный вклад в поддержание разнообразия неизменно вносят также систематические изменения количества посылок в сериях, состоящих из нот каждого данного типа (см. табл. 4). Разброс длины серий увеличивается по сравнению со случайным пуассоновским процессом и в силу того, что вероятность повторения нот в серии зависит от числа предыдущих повторений. Этот фактор также работает в сторону увеличения разнообразия песни.

Наибольший эффект для поддержания вариативности пения дают эпизодические вставки тоновых (свистовых) нот в поток широкополосных посылок. И серии коротких тоновых элементов, и единичные вставки того или иного характера контрастируют в большей или меньшей степени с основной «темой», базирующейся на многократном повторении звуков шумового характера. Из всего сказанного становится понятным, что в данном случае возможности комбинаторики оказываются практически неисчерпаемыми.

Среди стратегических приемов поддержания разнообразия следует отметить варьирование длины паузы даже внутри серий, построенных из совершенно однотипных нот. Это, однако, относится лишь к таким кластерам, которые существенно разнесены во времени по ходу исполнения песни. За счет данного приема из одних и тех же исход-

ных элементов можно построить несколько разных кластеров, отличающихся друг от друга только по длине пауз.

Другой, важнейший способ уйти от единообразия на больших временах, – это поэтапное введение в песню тех элементов репертуара, которые временно не использовались на значительном промежутке времени (сравни строки 1, 4 и 5 в табл. 4; см. также табл. 7).

Мы полагаем, что в последнем приеме, который назван эффектом поддержания новизны, должны быть задействованы механизмы памяти. Можно предположить, что поющий самец держит под контролем всю последовательность генерируемых звуков, выбирая каждый раз из «запасников памяти» те строительные блоки песни, которые обеспечивают в данный момент эффект наибольшей новизны (с точки зрения потенциального приемника сигналов).

С другой стороны, ряд особенностей, имманентно присущих манере пения камышовки-барсучка, в какой-то степени уменьшают вариативность воспроизводимых вокальных конструкций. Так, в силу выявленной корреляции между длинами серий в инерционных фазах наблюдается тенденция к повторению длинных серий. Другими словами, корреляция уменьшает изменчивость на некотором отрезке времени, но может, по-видимому, увеличивать её на больших отрезках. Повторение пар серий нот (табл. 5) также снижает вариативность песни.

Гипотетические механизмы самоконтроля над исполнением песни. Следует подчеркнуть, что рассмотренный арсенал приемов, способствующих поддержанию разнообразия, используется в полной мере лишь в тех фазах пения, которые отвечают инновационному типу комбинаторики. Можно полагать, что именно на этих отрезках времени имеет место активное «принятие решений» – перебор в памяти ресурсов акустического репертуара и выбора тех или иных нот для их актуализации. Если это так, то как раз инновационные фрагменты песни находятся под центральным контролем (слуховая обратная связь, auditory feedback англоязычных авторов).

Что касается инерционных фаз пения, то здесь, опираясь на гипотезу Фи с соавторами (Fee et al., 1998), можно предполагать акустическую активность, которая, подобно дыханию, не контролируется центральной нервной системой. Резкий контраст между богатством акустической структуры в фазах инновационного пения и тем, что мы видим при инерционном типе вокализации, наводит на мысль, что в последнем случае акустическая продукция может быть результатом автономной работы дыхательной мускулатуры и мышц сиринкса.

По таким показателям как бедность репертуара нот и монотонность их следования эти последовательности звуков укладываются в стандартный тип так называемого серийного поведения. Для него характерна ярко выраженная инерционность: стремление животного повторять однотипные действия до тех пор, пока не произойдет смена внутреннего настроя (Непомнящих, 2002).

Этот тип поведения может служить хорошим примером процесса самоорганизации. Для некоторых таких процессов характерна смена относительно устойчивого поведения (например, с предсказуемыми циклическими колебаниями) с периодами неустойчивости, когда поведение меняется непредсказуемо. Первый из этих двух режимов можно отождествить с инерционными фазами в пении камышовки-барсучка, а второй – с инновационными. Иными словами, мы приходим к выводу, что песня самцов этого вида птиц представляет собой спонтанный самоорганизующийся процесс, а не механическое развертывание заранее заданной программы.

Устойчивое чередование серий, состоящих из двух-трех типов нот, с последующим переходом к другим нотам при инерционном пении самцов камышовки-барсучка чем-

то напоминает манеру пения тех видов птиц, у которых песенный репертуар ограничен немногими высоко стереотипными вокальными конструкциями. У зяблика, например, репертуар самца включает в себя не более 6 таких «типов» песни. При пении самец повторяет песню данного типа несколько раз (в среднем для разных напевов, от 2.6–4.3 до 10.1–12.8 у шести изученных особей, максимально до 22 по выборке в целом), прежде чем сменить напев (Riebel, Slater, 1999). Эти авторы показали, что момент переключения с напева А на напев Б есть не что иное, как функция времени, затраченного на исполнение песен типа А. Как можно видеть, этот показатель («time window» – «временное окно» в буквальном переводе) оказался специфичным не только для каждого самца, но и для разных его напевов. Нейрофизиологические и психологические механизмы смены мотиваций в момент переключения остаются пока что загадочными.

Песня камышовки-барсучка как пример сериального поведения. По мнению Кетчпола (Catchpole, 1976), песня данного вида уникальна по степени «изощренности» (буквально – elaboration, что можно перевести также как «сложность»). Как мы полагаем, в данном случае структура заслуживает наименования «сложной» скорее в том смысле, что она не поддается лаконичному описанию. Или, иными словами, чрезвычайно трудоемкой (и зыбкой по своим результатам) оказывается процедура свертывания информации, касающейся строения данной структуры, что в общем случае характерно для хаотических субстанций, лишенных строгой организации (см. Adami, Cerf, 2000). Если под организацией понимать спектр ограничений, накладываемых на отношения между структурными элементами системы (Эшби, 1966), то песню камышовки-барсучка трудно рассматривать в качестве жестко организованной системы, базирующейся на изначально заданной программе.

Важной особенностью этой песни оказывается сочетание непредсказуемости (отсутствие устойчивых сочетаний в использовании разных типов нот) и некоторой упорядоченности (определенная предсказуемость чередования серий, состоящие из нот разных типов в инерционных фазах пения). Именно такие системы, в которых регулярность соседствует со случайностью, интуитивно воспринимаются как структурно сложные (Adami, Cerf, 2000). Непредсказуемость (случайность) желательна с точки зрения разнообразия, поддержание которого в каждой конкретной песне барсучка выглядит как важнейшая функция «вокальной гимнастики» поющего самца (термин заимствован из работы: Goller, 1998). Что же касается упорядоченности, то она диктуется немногими видоспецифичными правилами построения песни.

Эти правила можно уподобить принципам синтаксиса, используемым в том или ином жанре музыки. Именно благодаря их существованию даже компьютеру доступно «сочинение» музыки из заданного ему набора единиц разного уровня (нот, аккордов, каденций, тем). В такой «стохастической» (случайной) музыке единицы подобного рода выстраиваются в соответствии с правилами музыкального синтаксиса. Как указывает Пирс (1967), еще Моцарт составил перечень определенным образом пронумерованных музыкальных тактов и нескольких простых правил их соединения. «И если в соответствии с этими правилами соединять случайно выбранные (хотя бы бросая для этого кости) такты, то даже полный профан сможет “сочинить” почти неограниченное число маленьких вальсов, которые звучат как нечто вроде своеобразного “неорганизованного” Моцарта» (там же, с. 297).

На наш взгляд, песня барсучка в плане своей структуры обнаруживает близкую аналогию со случайной музыкой. То же можно сказать о песнях других видов птиц, обладающих достаточно дифференцированным набором базовых акустических элементов. Среди таких видов наиболее полно изучено песенное поведение южного соловья, *Luscinia megarhynhos* (Панов и др., 1978; Todt, Hultsch, 1998). Сопоставление принци-

пов построения песни у этого вида с тем, что мы находим у барсучка, позволяет заострить внимание на важном вопросе о роли памяти в организации песенного поведения у птиц с богатым репертуаром исходных нот.

Роль памяти в организации песенного поведения. Песенное поведение южного соловья и камышовки-барсучка базируется на совершенно различных принципах. У первого вида в структуре вокализации обнаружено, как минимум, 5 соподчиненных уровней иерархии. Частотно модулированные ноты (нередко – с причудливым характером огибающей и с обертонами), число которых в видовом репертуаре превышает 1 тысячу, складываются в гомотипические кластеры (фигуры). Несколько фигур образуют стереотипную песню, включающую в себя до 20 нот с широко варьирующими акустическими характеристиками. Структурные особенности таких песен, число которых в репертуаре самца может превышать 200, заучиваются самцом на протяжении первого года его жизни. В период обучения несколько песен (2-4) запоминаются в ассоциативной связи друг с другом, формируя в памяти так называемые «упаковки» (package groups – см. Todt, Hultsch, 1998). Несколько таких кластеров, в свою очередь, формируют комплексы, именуемые контекстными группами (context groups). Вполне очевидно, что два обстоятельства – именно, иерархия ассоциативных связей между песнями и их заученный, стереотипный характер – позволяют соловью оперативно управляться при пении с колоссальным объемом хранимых в памяти акустических структур.

Песенное поведение камышовки-барсучка организовано совершенно иначе. В песне этого вида обнаруживаются, на наш взгляд, всего лишь два уровня иерархии: уровень нот и уровень гомотипических серий. Вопрос о том, как именно самец барсучка оперирует с разнообразием доступного ему акустического материала, остается, таким образом, открытым. Совершенно очевидно, что механизмы иерархически организованной памяти, обнаруженные у южного соловья, не могут функционировать у изученного нами вида и у прочих пернатых со сходными типами организации песни.

В заключение мы считаем полезным предложить в плане гипотезы «морфологический» ряд, рисующий схему усложнения структуры песенного поведения в семействе Sylviidae, и указать место в этом ряду песен того типа, который свойственен камышовке-барсучку. Подчеркнем, что этот ряд построен вне связи с вектором возможных эволюционных преобразований песни в этом семействе.

В начале ряда мы поместим песни, состоящие из ритмичного, монотонного повторения одной и той же посылки, не подверженной ни малейшим вариациям (сверчки рода *Locustella,* пестрогрудки рода *Bradypterus*, короткохвостка, *Urosphena squameiceps*). Не исключено, что в вокализации этого типа жесткий машинный ритм «стрекотания» удерживается благодаря работе неких мотонейронов, обладающих пейсмекерными свойствами. Подобного рода ритмика наблюдается и у камышовки-барсучка при воспроизведении самцом плотных пачек широкополосных и тоновых посылок. Однако разнообразие, привносимое в песню этого вида за счет периодической смены нот, позволяет рассматривать структуру в целом как переходную стадию от песен типа монотонного стрекотания к двум другим песенным структурам. Мы имеем в виду, во-первых, песни «коленами», где гомотипические серии отделены друг от друга продолжительными паузами (например, у толстоклювой пеночки, *Herbivocula schwarzi*), и, во-вторых, богатые имитациями импровизационные песни того типа, что свойственны, например, садовой камышовке, *Acrocephalus dumetorum*.

Литература

Непомнящих В.А. 2003. Противоречие между оптимизацией и упорядочностью в строительном поведении личинок ручейников *Chaetopterix villosa* Fabr. (Limnefilidae: Trichoptera). Журнал общей биологии 64(1): 45-54.

Панов Е.Н., Костина Г.Н., Галиченко М.В. 1978. Организация песни у южного соловья *Luscinia megarhynchos*. Зоол. журн. 57(4): 569-581.

Пирс Дж. 1967. Символы, сигналы, шумы. М.: Мир. 334 с.

Эшби У.Р. 1966. Принципы самоорганизации. С. 314-343 в: Принципы самоорганизации. М.: Мир.

Adami C., Cerf N.J. 2000. Physical complexity of symbolic sequences. Physica D.V. 137: 62-69.

Catchpole C.K. 1976. Temporal and sequential organisation of song in the sedge warbler. Behaviour 59 (3-4): 226-246.

Fee M.S., Shraiman B., Pesaran B., Mitra P.P. 1998. The role of nonlinear dynamics of the syrinx in birdsong production. Nature 395: 67-71.

Goller F. 1998. Vocal gymnastics and the bird brain. Nature 395: 11-12.

Mota P.G., Cardoso G.C. 2001. Song organisation and patterns of variation in the serin (*Serinus serinus*). Acta ethol. 3: 141-150.

Riebel K., Slater P.J.B. 1999. Song type switching in the chaffinch, *Fringilla coelebs*: timing or counting. Animal Behaviour 57: 655-661.

Todt D., Hultsch H. 1998. How songbirds deal with large amount of serial information: retrieval rules suggest a hierarchical song memory. Biol. Cybernetics 79: 487-500.

35. Организация песни у обыкновенной овсянки (*Emberiza citrinella*, Aves, Emberizidae)[1]

Пение птиц дает хороший пример так называемого сериального поведения. В общем случае песенное поведение реализуется как последовательность более или менее стандартных акустических конструкций, многократно воспроизводимых особью на протяжении длительных отрезков времени. Сама такая акустическая конструкция, отделенная отчетливыми паузами от других, предшествующей и следующей за ней, именуется собственно песней. Характер песни широко варьирует от вида к виду по продолжительности и по структурному разнообразию. Последовательность песен, регулярно воспроизводимых особью в обозримый промежуток времени, может быть названа песенным циклом.

В процессе пения происходит более или менее регулярная смена одних акустических конструкций другими. Вся сумма таких конструкций составляет индивидуальный песенный репертуар особи, а каждый акт выбора певцом конкретной песни для ее исполнения в данный момент мы рассматриваем как своего рода «принятие решения». Иными словами, песенное поведение представляет собой импровизацию, осуществляемую в рамках ограничений, накладываемых лишь объемом индивидуального песенного репертуара. Если разнообразие слагающих его песен значительно, возможности каждого акта выбора со стороны певца весьма широки. В таком случае возможности комбинаторики по ходу песенного цикла сильно возрастают, а ее структурный анализ оказывается связанным с большими техническими трудностями. Таково положение дел в случае видов, самцы которых устойчиво избегают повторения только что воспроизведенных звуков и их комбинаций (по принципу АБВГД…) Характер пения этого типа называют «непрерывной вариативностью» (immediate variety англоязычных авторов). Пример структурного анализа такого рода акустических последовательностей см. в работе: Панов и др., 2004.

Совершенно иным образом организован процесс пения у видов, самцы которых располагают весьма ограниченным песенным репертуаром, состоящим из высоко стереотипных песенных конструкций, число которых обычно не превышает полдюжины. Песенные циклы у таких видов построены по принципу «периодической вариативности» (eventual variety). У таких видов песенный цикл слагается из серий, каждая из которых представляет собой многократное повторение одной и той же песни (ААААABББББ…). В данном случае очевидный акт принятия решения со стороны певца – это переключение с серии песен одного типа на серию другого.

Принято полагать, что акустическое поведение видов, которым свойственна периодическая вариативность пения, представляет собой прекрасную модель для понимания общих принципов самоорганизации поведения и, в частности механизмов перехода от одного типа активности к другому. С этой точки зрения разные варианты пения (реализуемые в ходе исполнения певцом альтернативных серий) представляют собой конкурирующие типы моторного поведения, так что результаты анализа их смены друг другом можно будет в дальнейшем распространить на гораздо более широкий круг явлений (обзор см. в работе: Riebel, Slater, 1999).

В цитированной работе предпринята попытка сопоставить две гипотезы, касающиеся ппричин периодической смены напевов у зяблика (*Fringilla coelebs*). Согласно одной гипотезе («максимальное число повторов песни по ходу серии») переключение на серию песен другого типа происходит в результате своего рода «утомления». Мы назовем это явление «утомлением от монотонности». По другой гипотезе («временное окно»),

[1] Е.Н. Панов, В.А. Непомнящих, Л.Ю. Зыкова. Зоол. журн. 2006 85(9): 1-13.

важно не то, сколько именно песен одного типа было спето до момента переключения, а какое время оказалось затраченным на исполнение песен данной серии. Рибел и Слейтер (Riebel, Slater, 1999) приходят к выводу, что в отношении зяблика справедлива вторая гипотеза, поскольку лишь при высокой скорости пения (измеряемой числом песен в единицу времени) серии содержали максимальное количество песен.

Центральная задача настоящей работы состоит в том, чтобы проверить, насколько универсален этот вывод и применим ли он к другому виду, практикующему периодическую вариативность пения, именно – к обыкновенной овсянке (*Emberiza citrinella*). Однако мы решили не ограничиваться этой задачей и попытались рассмотреть как можно более полно все прочие аспекты временной организации пения у этого вида.

Материал и методы

Сбор полевых данных проводили в период с 28 мая по 6 июня 2004 г. в окрестностях дер. Шилово (Мантуровский р-он Костромской обл.). В основу работы положен анализ фонограмм фокального самца №1, полученных в период между 28 мая и 3 июня в разное время суток. Фонограммы этого самца содержат 1042 песни, объединенные в 112 полных серий (то есть таких, которые начинались и заканчивались во время звукозаписи). Для сопоставлений результатов, полученных при анализе этих фонограмм, использовали достаточно продолжительные записи еще двух особей: самца №3 (310 песен, 58 серий) и самца №4 (124 песни; 12 серий). Записи трех других самцов (№2, 5 и 6), содержащие 146 песен, объединенных в 9 полных серий, служили дополнительным контролем.

Запись производили с использованием портативного магнитофона Sony TCM-V80 и визуализировали в Лаборатории сравнительной этологии и биокоммуникации РАН с использованием компьютерного спектроанализатора Spectralab. Длительность песен и пауз между ними измеряли на экране монитора с использованием программы Spectralab. В той же программе анализировали частотные характеристики песен.

При вычислении скорости пения (число песен в минуту) количество песен в данной серии делили на ее длительность в секундах (от начала первой песни до конца последней паузы) и умножали полученное число на 60.

Различия между распределениями частот песен разных типов, а также соответствие эмпирических распределений теоретическому нормальному распределению оценивали с помощью критерия ч^2.

Статистическую значимость различий в длительности серий между разными особями, а также разными типами серий определяли по критерию Краскела-Уоллиса (Холлендер, Вулф, 1983).

Различия между длительностями песен оценивали по критерию Стьюдента, а их количество в сериях с разной скоростью пения – по критерию Манна-Уитни. Кроме того, различия между последовательными песнями и последовательными паузами в сериях песен оценивали по критерию Вилкоксона для сопряженных пар.

Для определения корреляции между различными характеристиками пения использовали непараметрический коэффициент корреляции Спирмена R.

Чтобы определить частоты переходов между сериями разного типа, строили матрицы переходов, а различия между частотами оценивали с помощью критерия точной вероятности Фишера.

Статистические расчеты выполняли с помощью пакета программ Statistica 6.0 (StatSoft, Inc.). Для построения матриц переходов использовали специально написанные программы.

Чтобы обеспечить сопоставимость результатов с теми, которые были получены для зябликов (Riebel, Slater, 1999), мы в основном использовали те же статистические мето-

ды, что и эти авторы. Исключение составляет применение нами непараметрического коэффициента корреляции вместо параметрического. Это вызвано тем, что за небольшим исключением (см. ниже) не удалось проверить, насколько распределение большинства характеристик пения у большинства самцов соответствует нормальному распределению.

Результаты

Структура базовых песенных конструкций

Песни обыкновенной овсянки подвержены заметной географической изменчивости, которая проявляется в форме локальных диалектов (Панов и др., 2003). Для овсянок Костромской обл. характерен так называемый диалект «тиии-зиии». Песни этого типа состоят из трех фрагментов, принципиально различных по акустической структуре. Первый фрагмент, который можно назвать «основой» песни, представлен плотной пачкой коротких однотипных посылок с резко выраженной частотной модуляцией. Число таких посылок в песнях разных самцов костромской популяции варьирует от 9 до 15. Обычно (хотя и не всегда) к основе бывает добавлена удлиненная нота без амплитудной и частотной модуляции, обозначаемая в качестве элемента «тиии» (см., например, Cramp, Perrins, 1994). И, наконец, к такой «двухсоставной» песне (основа + «тиии») может быть добавлен еще один элемент, именуемый нотой «зиии». Это высокочастотный звук гармонической структуры с монотонным падением частоты от начала к концу посылки (рис. 1).

Общий характер звучания песни определяется, главным образом, частотными и временными особенностями ее основы, структура которой различна у разных особей, и варьирует в репертуаре одного и того же самца. Опираясь на акустические характеристики основы песни, мы выделяем разные типы песен, которых обычно бывает от 2 до 3 (в исключительных случаях до 4) в репертуаре каждой данной особи. Некоторые типы

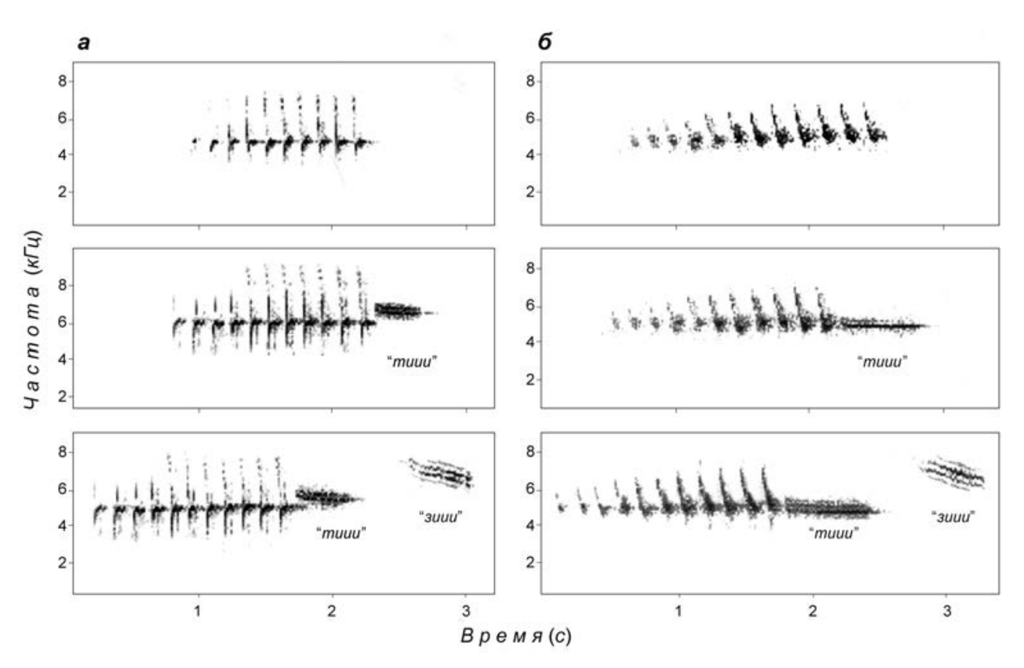


Рис. 1. Изменчивость некоторых типов песен обыкновенной овсянки в Костромской обл. *а* – песни типа 1 самца № 1 (сверху вниз: подтипы 1, 1*а* и 1*б*); *б* – то же, песня типа 5 самца №3.

Таблица 1. Характер следования разных вариантов (подтипов) песни типа 1 в начальных фазах 15 серий, исполненных самцом №1

I	II	III	IV	V
1а	1б	1б	1б	1а
1а	1а	–	–	–*
1а	1а	1а	1а	1а
1а	1б	1а	1а	1а
1а	1а	1а	1а	1а
1а	1б	–	–	–*
1а	1а	1а	1б	1б
1	1а	1а	1а	1а
1а	1а	1а	1а	–*
1б	1б	1б	1б	1а
1	1а	1б	1б	1б
1б	1б	1а	1б	1а
1а	1а	1а	1а	1
1а	1б	1а	1а	1б
1а	1б	1б	1б	1б

* Серии, включавшие в себя 2, 2 и 4 песни.

песен присутствуют в репертуаре многих самцов данной популяции, другие оказываются уникальными для того или иного самца (подробнее см. Рубцов, 2007). В нашей выборке у 6 самцов обнаружено 9 типов песен, причем один из них (тип 1) был общим для 5 самцов, два других (типы 2 и 5) – для двух самцов каждый, а остальные типы оказались уникальными для отдельных самцов. Ни в одном случае репертуары двух самцов не совпадали полностью (см. ниже, табл. 2)

Характер исполнения песен данного типа по ходу серии варьирует в том смысле, что самец может воспроизводить одну лишь основу песни (подтип X), либо дополняет ее нотой «тиии» (подтип Xа) или двумя нотами «тиии» и «зиии» (подтип Xб). В дальнейшем вместо символа X мы будем подставлять цифровое обозначение конкретного типа песни (например, подтипы 1, 1а и 1б либо 2, 2а и 2 б). В табл. 1 показан пример того, как может варьировать порядок исполнения песен того или иного подтипа внутри конкретной серии.

Можно считать правилом, что в репертуаре каждого самца присутствуют все три подтипа, относящихся к песне данного типа. Однако в некоторых случаях тот или иной из подтипов используется значительно реже других или вообще отсутствует в полученных исследователем фонограммах (табл. 2; см. также ниже, табл. 4).

Таблица 2. Доля разных подтипов в песнях каждого типа у самца №1

Тип песни	Подтип песни			Общее число песен в фонограммах
	1	1*а*	1*в*	
1	0.04	0.59	0.37	460
2	0.03	0.40	0.57	246
3	0.03	0.43	0.54	336

Примечание: различия в частоте подтипов достоверны: $\chi^2 = 35.24$. df = 4. $p \ll 0.0001$.

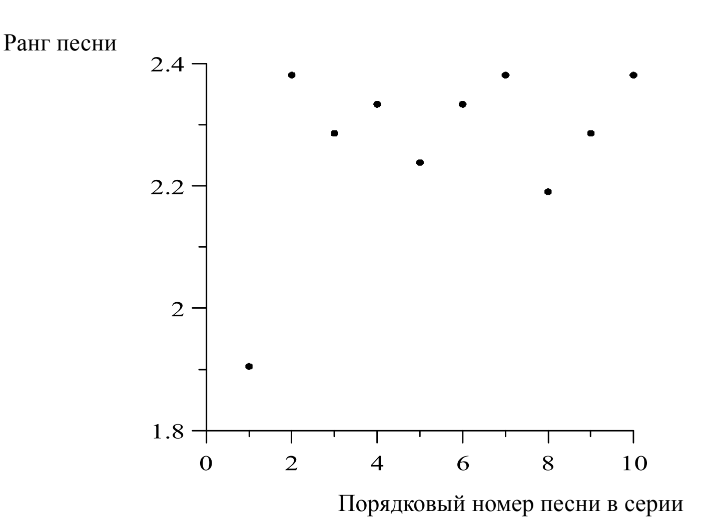


Рис. 2. Изменение среднего ранга песен в сериях типа 1 у самца №1. Представлены данные по 22 сериям, включающим не менее 10 песен. Различия между рангами первой и второй песен статистически значимы (критерий Вилкоксона для сопряженных пар, p=0.003), различия между последующими песнями незначимы (p>0.05).

В попытках ответить на вопрос, какими факторами определяется переключение самца с одного напева на другой, мы будем в дальнейшем рассматривать в качестве серии однотипных песен всю их последовательность (подтипы Х, Х*а* и Х*б*).

Индивидуальные репертуары самцов и частота использования ими разных типов песен

Особенности песенных репертуаров всех самцов, находившихся под наблюдением, отражены в табл. 3. Можно видеть, что репертуары трех самцов (№ 1, 2 и 3) включают в себя по три типа песен, а трех других – только по 2 типа.

Как можно видеть из табл. 3, самцы могут заметно отличаться друг от друга не только по длительности отдельных песен и по частоте их использования, но также по темпу пения, о чем говорят приведенные значения длительности пауз, разделяющих отдельные песни. Сказанное особенно показательно, если речь идет об исполнении разными самцами песен одного и того же структурного типа. Так, у самца №3 паузы в сериях песен типа 2 значительно длиннее, чем в сериях песен аналогичного типа у самца №1 (критерий Стьюдента, p <0.0001). У самца №3 паузы в сериях песен значительно длиннее, чем у любого из самцов № 1, 2, 4 и 6 (во всех случаях p <0.05), тогда как паузы у этих четырех самцов не отличаются достоверно одна от другой (p >0.05).

Во всех случаях паузы гораздо протяженнее, чем разделяемые ими песни (критерий Вилкоксона для сопряженных пар, всегда p <0.01). Важно также заметить, что в сериях каждого данного типа паузы между песнями остаются достаточно постоянными по длительности и, таким образом, не влияют на продолжительность серии.

Длительности песен разных типов и подтипов могут значительно различаться у одного и того же самца. В еще большей степени различия заметны при сравнении параметров песен одного структурного типа у разных самцов. Примеры подобных различий дают данные табл. 4.

Таблица 3. Объем репертуаров (число разных типов песен) и характеристики использования разных напевов 6 самцами обыкновенной овсянки. Показаны средние длительности и ошибка средней

Номера самцов	Тип песни	Число песен в фонограммах	Доля песен в репертуаре	Длительность песни($M \pm m$), с	Длительность паузы($M \pm m$), с
1	1	460	0.44	2.14±0.02	7.48±0.20
	2	336	0.32	2.43±0.04	7.23±0.33
	3	246	0.24	2.42±0.03	7.11±0.20
2	1	14	0.56	1.19±0.10	12.80±0.84
	4	8	0.32	2.24±0.05	13.15±1.19
	5	3	0.12	2.38	11.76
3	1	147	0.48	1.88±0.03	10.20±0.20
	5	128	0.41	1.92±0.03	10.14±0.13
	2	35	0.11	2.04±0.06	9.99±0.52
4	1	89	0.72	2.08±0.03	7.29±0.26
	6	35	0.28	2.10±0.03	7.14±0.26
5	7	34	0.57	2.35±0.08	10.67±0.63
	8	26	0.43	2.04±0.13	8.32±0.82
6	1	40	0.66	1.72±0.21	7.52±0.58
	9	21	0.34	2.03±0.09	7.22±0.37

Примечание. Для самца №2 длительность песни 1 и паузы показаны без ошибки средней, т.к. средняя вычислена всего по трем записям.

Таблица 4. Сопоставление средней длительности (с) сходно структурированных песен у самцов №1 и 3

Тип песни	Подтип	Самец №1	Самец №3	Значимость различий между особями, p
		Средняя длительность	Средняя длительность	
1	1	1.34±0.06**	1.30±0.07**	0.59
	1а	1.86±0,01**	1.94±0.03*	0.02
	1б	2.66±0.01	2.19±0.08	0.004
2	2	Отсутствует в протоколах	Отсутствует в протоколах	-
	2а	1.75±0.03**	2.06±0.10	<0.0001
	2б	2.70±0.02	2.07±0.05	<0.0001

Примечание. Величина, отмеченная звездочками, достоверно отличается от величины, указанной в следующей строке (например, длительность песни 1*а* отличается от 1*в*); * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.001$ (критерий Стьюдента).

Организация песенного цикла, основанного на чередовании серий

Первое, что бросается в глаза при анализе смены напевов конкретным самцом – это неравноценность серий, построенных на повторении разных типов песни. Как можно видеть из табл. 5, такие серии неравнозначны по числу входящих в них песен. Поскольку длительность пауз сохраняет относительное постоянство (см. выше), интересующие нас серии достоверно различаются также по общей длительности.

Статистические оценки различий в количестве песен в составе серий разного типа и в длительности таких серий у каждого отдельно взятого самца показаны в табл. 6.

Мы попытались узнать, является ли подобная неравноценность серий устойчивой характеристикой конкретного самца. Материал, достаточный для решения этой задачи,

Таблица 5. Характеристики серий разных типов у трех самцов обыкновенной овсянки

Номера самцов	Тип песни	Количество изученных серий	Вариации числа песен в серии	Количество песен в серии (*M*±*m*)	Длительность серии (*M*±*m*), с
1	3	47	1–8	4.79±0,28	45.94±3,20
	1	37	1–18	10.14±0.63	99.86±7.52
	2	28	4–12	8.75±0.39	82,68±4.10
3	1	26	1–22	4.69±0.90	56.40±11.25
	2	21	1–6	1.52±0.30	18.48±3.46
	5	11	1–20	9.36±1.46	114.86±16.76
4	1	4	5–26	18.0±5.05	160.82±44.36
	6	4	7–8	7.75±0,25	74.17±2.67

Таблица 6. Различия в характеристиках серий, состоящих из песен разных типов у самцов №№ 1, 3 и 4

Различия по:	№№ самцов	Значение χ^2	Число степеней свободы (df)	Уровень значимости различий между особями, *p**
количеству	1	59.19	2	< 0.0001
песен в сериях	3	21.57	2	< 0.0001
песен разного типа	4	4.8	1	0.03
длительности	1	50.42	2	< 0.0001
серий, состоящих	3	19.46	2	0.0001
из песен разного	4	2.0	1	0.16
типа (с)			(типы 1 и 6)	

* Критерий Краскела-Уоллиса.

Таблица 7. Различия по числу песен в сериях определенного типа у самца № 1 в разные дни

Особь	Тип песни	Значение χ^2	Число степеней свободы (*df*)	Уровень значимости различий между днями. *p**
Самец №1	1	0.90	3	0.82
	2	5.23	2	0.07
	3	3.93	4	0.42

* Критерий Краскела-Уоллиса.

Таблица 8. Доля песен разных типов в акустической продукции самца №1 в разные дни

Дата записи	Тип песни			Всего песен
	1	2	3	
30 мая	0.42	0.29	0.29	153
1 июня	0.43	0.23	0.34	373
2 июня	0.41	0.24	0.35	320
Эти дни вместе	0.42	0.24	0.34	846

Примечание. Различия между днями недостоверны ($\chi^2 = 3.04$, df=4, p=0.55).

содержится в протоколах записей пения фокального самца №1 (типы песен 1–3). Как видно из табл. 7, серии, составленные из песен того или иного типа, в разные дни не отличались достоверно по длительности, выраженной в числе повторов песен.

Интересно, что и частота использования песен разных типов и, соответственно, число песен в состоящих из них сериях, также остается в разные дни достаточно постоянной. Этот вывод, следующий из табл. 7, подтверждается сравнением частоты использования разных песен самцом №1 в те дни, когда были получены наиболее протяженные записи (табл. 8).

Изменчивость характера пения внутри серии

До сих пор, анализируя принципы временной организации песенного поведения обыкновенной овсянки, мы условно рассматривали серии как гомотипические последовательности одинаковых песен. Между тем, как уже было сказано в разделе, посвященном структурным особенностям единичной песни, внутри каждого типа песен выделяются максимально 3 варианта, или подтипа, обозначаемых символами Х, Х*а* и Х*б*. Для удобства дальнейшего изложения каждому из названных подтипов мы присваивали определенный ранг: подтип Х получил ранг 1, подтип Х*а* – ранг 2, подтип Х*б* – ранг 3.

Как показал анализ порядка следования песен типа 1 в соответствующих сериях вокализации самца №1, средний ранг первой песни в серии был значительно ниже, чем ранг второй песни. Что касается рангов второй и всех последующих песен, то они различались между собой в существенно меньшей степени (рис. 2). Аналогичный результат получен для серий песен типа 3 у самца №1 и в сериях типа 1 и 2 у самца №3.

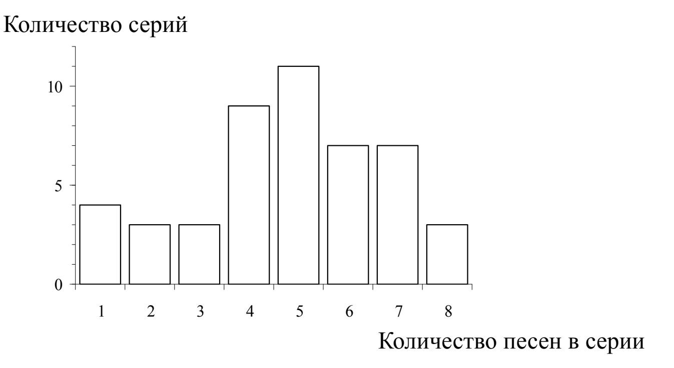
Факторы, определяющие продолжительность серии

Для решения центрального вопроса, поставленного в преамбуле (чем именно определяется смена напевов по ходу песенного цикла), необходимо выяснить, какие факторы могут лимитировать продолжительность серий. Напомним, что ранее (Riebel, Slater, 1999) были предложены два альтернативных объяснения причин переключения с одной серии на другую. 1. Первая серия прерывается, когда число песен в ней достигает некоего максимума; и 2. Серия прерывается по истечении определенного времени – вне зависимости от того, как много песен спето внутри этого «временного окна». Во втором случае важное значение приобретает скорость пения (число песен в минуту), которая при фиксированной длительности самих песен существенно зависит от длительности пауз. Ниже мы рассмотрим, как именно варьируют следующие показатели пения обыкновенной овсянки: число песен в сериях и длительность пауз, определяющих интенсивность акустической продукции в единицу времени.

Распределение серий по количеству песен. Для построения такого рода распределений данных оказалось достаточно только для серий типа 3 у самца №1 (n = 47). Полученное распределение показано на рис. 3*а*. Можно видеть, что оно не отличается статистически значимо от нормального (χ^2 = 2.60, df = 3, p = 0.46). Иными словами можно предположить, что количество песен в серии определяется некоторой стандартной величиной, которая, однако, может варьировать в значительных пределах.

Понятно, что именно число песен в серии должно быть важнейшим показателем ее протяженности во времени. И в самом деле, наблюдается сильная положительная корреляция между количеством песен в серии и её длительностью. Так, у самца №1 значение коэффициент корреляции Спирмена R варьирует для серий разного типа от 0.75 до 0.90 (во всех случаях p <0.0001), а для всех типов песен, взятых вместе, R = 0.92 (p

а



б

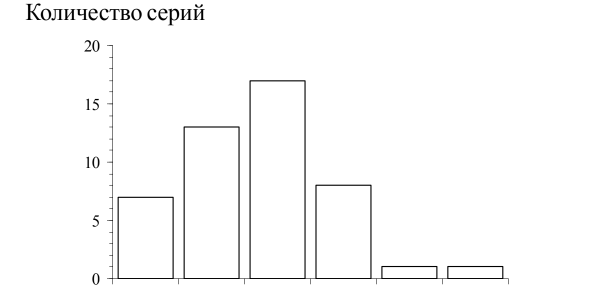


Рис. 3. Распределение серий песен типа 3 (*n*=47 серий) у самца №1 по количеству песен (*а*) и по длительности *(б).*

<0.0001). У самца №3 значение *R* для разных серий колеблется между 0.71 и 0.96 (p = 0.002; 0.001; <0.0001), а для серий всех типов вместе R = 0.94 (p <0.0001). Исходя из сказанного, не оказалось неожиданностью и то, что распределение серий по их общей длительности не отличается достоверно от нормального (χ^2 = 5.64, df = 4, p = 0.22 для серий песен типа 2 у самца №1; см. рис. 3*б*).

Влияние длительности пауз на протяженность серий. Понятно, что протяженность серии во времени может зависеть не только от числа песен в ней, но и от длительности пауз. Это хорошо видно при анализе фонограмм самца №1. Здесь корреляция между протяженностью серий и средней длительностью пауз в этих сериях во всех случаях положительная, сильная и статистически значимая. Для разных типов песен значения *R* варьирует от 0.59 до 0.70, составляя для всех серий 0.58 (во всех случаях p <0.0001). Таким образом, у этого самца длительность серий в значительной степени определяется длительностью пауз.

Однако у самца №3 достоверная положительная корреляция обнаружена только для серий типа 2 (R = 0.68; p = 0.001). Для серий, состоящих из двух других типов песен (1 и 5) значения *R* составляют 0.27 и 0.16 (p = 0.18 и 0.63, соответственно). Для всех типов вместе R = 0.34; p = 0.008. Можно допустить, что отсутствие статистически достовер-

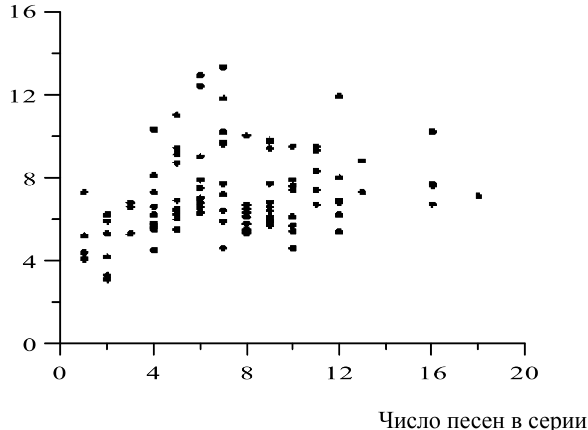


Рис. 4. Зависимость средней продолжительности пауз между песнями от числа песен в серии у самца №1. Данные по всем трем типам серий *(n* = 112 серий).

ной связи между интересующими нас параметрами для типов 1 и 5 объясняется в данном случае нехваткой первичных данных (общее число изученных серий 58 против 112 у самца №1). Тем не менее, все корреляции и здесь положительные, как и у самца №1.

Связь между числом песен в серии и длительностью пауз. Результаты, изложенные в предыдущем разделе, становятся более понятными, если проанализировать вариации средней длительности пауз в сериях, состоящих из разного числа песен. Как видно из рис. 4, у самца №1 наблюдается статистически достоверное увеличение длительности пауз с увеличением числа песен в серии.

Следует, однако, заметить, что достоверная корреляция наблюдается при анализе серий, состоящих из песен типа 1 ($R = 0.33$, $p = 0.05$) и типа 3 ($R = 0.33$, $p = 0.02$), а также при объединении всех серий в один пул, как это сделано на рис. 5 ($R = 0.29$, $p = 0.002$). В то же время для серий, состоящих из песен типа 2 подобная зависимость не обнаружена ($R = – 0.01$, $p = 0.94$). Не найдена она также при анализе песенного поведения самца №3, у которого продолжительность пауз не меняется с увеличением числа песен в сериях всех трех типов. Аналогичный результат дает и анализ объединенного пула всех серий у этого самца ($R = 0.13$, $p = 0.33$).

Влияние скорости пения на число песен в серии и на ее продолжительность. За счет вариабельности длительности пауз на исполнение одного и того же количества песен может потребоваться разное время. Мы проанализировали влияние скорости пения (число песен в минуту) на продолжительность серии, выраженной как в количестве воспроизведенных песен, так и в реальном времени. В обоих случаях получены сходные результаты, суть которых в том, что с увеличением скорости пения значения обоих этих показателей имеет тенденцию убывать (рис. 5).

Особенно отчетливо эта тенденция прослеживается в отношении длительности серий, выраженных в абсолютном времени. Так, у самца №1 отрицательная корреляция между скоростью пения и длительностью серий достоверна для всех типов песен (значения R варьируют от – 0,53 до – 0,60). То же мы видим при объединении всех песен этого самца в единый пул ($R = – 0{,}44$, $p << 0{,}0001$; см рис. 5*а*). Что касается самца №3,

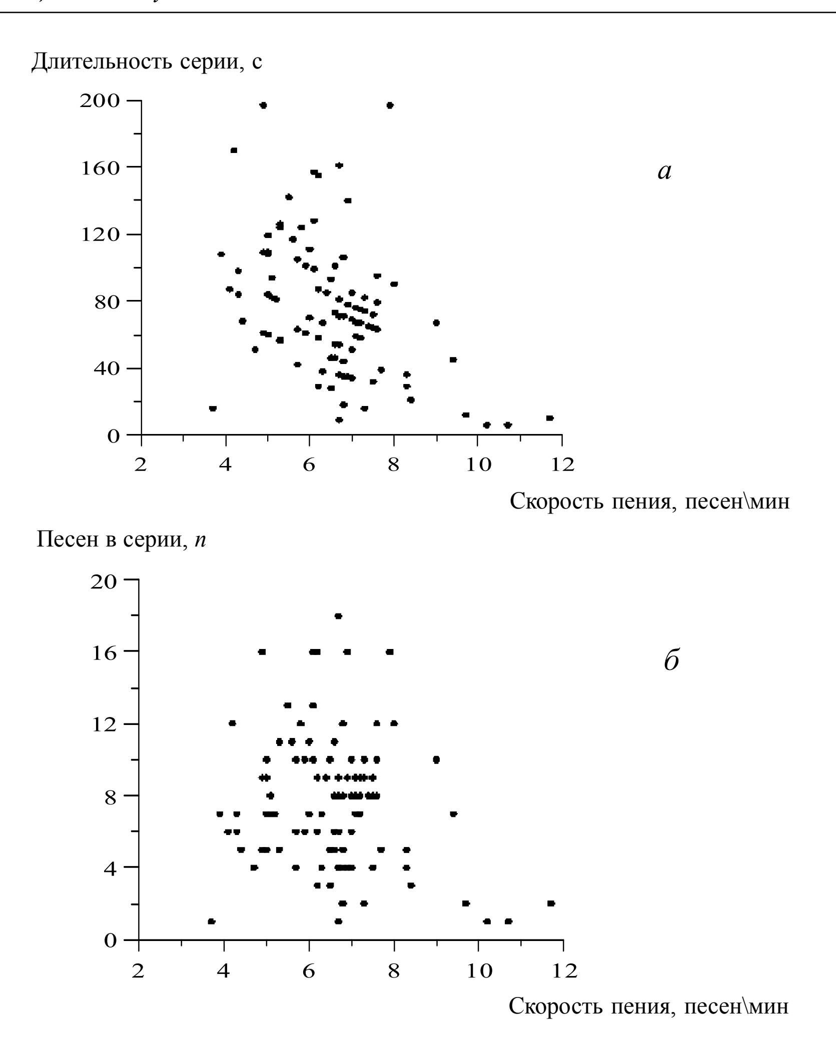


Рис. 5. Зависимость длительности серии (*а*) и числа песен в серии (*б*) от скорости пения у самца №1. Данные по всем трем типам песен приведены вместе (*n*=112 серий).

данные по которому более ограничены, то здесь интересующая нас зависимость не наблюдается. Для песен типов 1, 2 и 5 (26, 21 и 11 серий) значения *R* составляют, соответственно, 0,20 ($p = 0.38$), – 0.21 ($p = 0{,}30$) и – 0,21 ($p = 0.54$). При объединении всех типов песен вместе зависимость также остается недостоверной ($R = -0.10$, $p = 0.46$).

Число песен в серии также имеет тенденцию уменьшаться с увеличением скорости пения. У самца №1 обнаруживается незначительная отрицательная корреляция между этими параметрами при объединении всех песен в единый пул: коэффициент корреляции Спирмена $R = -0.13$, $p = 0.16$ (см. рис. 5*б*).

То же самое можно сказать в отношении самца №3, если мы рассматриваем все типы песен вместе ($R = -0.10$, $p = 0.44$).

Таким образом, корреляция между числом песен и скоростью пения оказывается чаще всего отрицательной, хотя и не всегда достоверной. Мы попытались проверить этот вывод, сравнив количество песен в сериях разного типа у самцов №1 и 3 при разных скоростях пения. Результаты анализа приведены в табл. 9. Из нее видно, что при

Таблица 9. Зависимость количества песен в сериях разного типа от скорости пения.

№ самцов	Тип песни	Среднее количество песен в сериях при разной скорости пения		Коэффициент корреляции Спирмена *R* между средним количеством песен в серии и скоростью пения	Значимость корреляции, *p*
		Замедленное пение*	Быстрое пение**		
1	1	10.9	8.3***	-0.13	0.47
	2	9.3	8.6***	-0.21	0.30
	3	5.3	4.5***	-0.21	0.16
3	1	5,2	2,0***	-0,38	0.06
	2	1.4	1.7	0.08	0.74
	5	10.0	10.0	-0.03	0.94

* Число песен в минуту меньше среднего; ** То же, больше среднего.
*** Среднее количество песен в сериях при разной скорости пения достоверно различается (p<0,05, критерий Манна-Уитни).

исполнении одного и того же напева в разном темпе их серии могут достоверно различаться по числу песен. При этом, как правило, количество песен в серии оказывается меньшим при быстром пении, нежели при замедленном. Эти результаты, наряду с другими, приведенными ранее, явно противоречат гипотезе «временнуго окна» (подробнее об этом будет сказано в заключительной части статьи).

О возможных предпочтениях «излюбленных» песен. Как следует из табл. 2, частота использования самцом разных типов песен неодинакова. Казалось бы, наиболее часто исполняемая песня может быть названа самой предпочитаемой. Отсюда можно было бы предположить, что длина серий песен того или иного типа должна определяться степенью их предпочитаемости. Иными словами, следовало бы ожидать, что самые протяженные серии должны складываться из песен наиболее предпочитаемого типа и что частота таких серий будет наиболее высокой.

Как оказалось, однако, эти предсказания выполняются не всегда. Например, как можно видеть из табл. 10, у самца №3 серии, состоящие из «наиболее предпочитаемых» песен типа 1, заметно короче тех, что состоят из песен типа 5. Далее, серии песен типа 2 (наименее предпочитаемые самцом №3), встречаются в нашей выборке чаще, чем серии широко используемых им песен типа 5. Наконец, у самца №1 серии песен «наименее предпочитаемого» типа 3 встречаются чаще, чем серии песен более предпочитаемых типов. Таким образом, на основе имеющихся данных (ограниченных в отношении самца №3) не удается утверждать с полной уверенностью, что длительность серии зависит от степени предпочтений, отдаваемых самцом тому или иному типу песни.

Таблица 10. Соотношение количества песен разных типов и серий, состоящих из этих песен, в репертуаре двух самцов

Особь	Самец № 1			Самец № 3		
Тип песни	1	2	3	1	5	2
Общее число песен в фонограммах	460	336	246	147	128	30
Доля в выборке, %	44.2	32.2	23.6	48.2	42.0	9.8
Среднее число песен в серии	10.14	8.75	4.79	4,69	9,36	1,52
Длительность серии, с	99.86	82.68	45.94	56,40	114,86	18,48
Количество серий данного типа	37	28	47	26	11	21

Обсуждение

Максимизация разнообразия

В наших предыдущих публикациях, посвященных временной организации песенного поведения камышовки-барсучка и лесного конька (Панов, 2004, 2006), было показано, что у обоих этих видов песня во многом построена на импровизации. Оказалось, что поющие самцы используют широкие возможности комбинирования базовых акустических структур, избегая теми или иными способами повторения тех из них, которые использовались незадолго до этого. Мы предположили, что функцией такого рода поведения служит поддержание максимального вокального разнообразия на протяжении песенного цикла.

Одной из задач исследования, результаты которого изложены в настоящем сообщении, было проверить, подчиняется ли тому же принципу песня обыкновенной овсянки. Вопрос состоял в том, как задача поддержания максимального разнообразия может быть решена при той относительной бедности базовых акустических элементов, которой отличаются индивидуальные песенные репертуары данного вида (см. раздел Структура базовых песенных конструкций).

Как удалось показать, эффект максимизации разнообразия песни достигается у изученного вида с помощью по меньшей мере двух разных приемов. Первый из них реализуется на коротких временах (при исполнении песен внутри серии) и может быть назван *тактическим.* Второй прием (*стратегический*) используется на протяжении достаточно длительного сеанса пения.

Вариативность структуры песни внутри серии. Как было показано в табл. 1, серии, состоящие из песен одного и того же типа, значительно разнятся между собой по порядку следования разных подтипов. Некоторые серии оказываются гомотипичными, то есть состоящими только из одного подтипа (Х*а* или Х*б*), в других численно преобладает тот или иной подтип.

Анализ чередования песен разных подтипов показал, что в целом он отчасти детерминирован. Так, если сравнивать первую песню в серии с любой из последующих, то оказывается, что в первой песне подтип 1*б* редок, но затем частота его использования возрастает. В песнях со второй по пятую этот подтип встречается примерно одинаково часто. Подтип 1*а*, наоборот, становится несколько более редким после первой песни (табл. 11). Если бы песня каждого подтипа исполнялась в ходе серии случайно, то следовало бы ожидать, что она будет наблюдаться с одинаковой частотой независимо от порядкового номера в серии.

При сравнении частот для 1*а* и 1*б* в первой и второй песнях в сериях по критерию Фишера различия между частотами для этих подтипов оказывается достоверной (p <0.05). Тот же самый вывод следует из сопоставления частот первой песни с любой другой.

Таблица 11. Количество разных подтипов типа 1 у самца №1 в первых пяти песнях серии (данные суммированы по 34 сериям)

Подтип	Порядковый номер песни в серии				
	I	II	III	IV	V
1	4	0	0	0	2
1а	28	21	22	17	20
1в	2	13	12	17	12

Таблица 12. Зависимость частоты последующих типов серий от типа предыдущих серий у самца №1 (каждая цифра означает серию нот одного типа)

Предыдущие типы серий	Последующий тип серии			Уровень значимости различий частот, p*
	1	3	2	
3–1	–	6	11	0,001
2–1	–	14	1	
1–3	5	–	18	<0,0001
2–3	17	–	0	
1–2	1	10	–	0,0003
3–2	13	3	–	

* Критерий точной вероятности Фишера, двусторонний

Если же сравнивать только песни со второй по пятую, то подтипы 1*а* и 1*б* наблюдаются почти одинаково часто, но отнюдь не с идентичной частотой (p >0.05). Именно эти вариации частот вносят заметное разнообразие в чередование разных напевов по ходу серии.

Контроль со стороны певца за порядком следования серий, состоящих из разных типов песен. Как удалось показать, серии разного типа чередуются не в случайном порядке. Закончив текущую серию, самец чаще всего повторяет не предшествовавшую ей, а какую-либо другую. Например, после последовательности серий 2–1 чаще следует серия 3, а не 2, а после серий типа 3–1 чаще следует серия 2 (см. табл. 12). Это стремление избегать повторения недавно выполнявшихся серий статистически значимо. Совершенно очевидно, что поющий самец держит в памяти, какие именно песни он исполнял по ходу предыдущей серии.

Использование коротких серий. В предыдущих публикациях, посвященных структурному анализа песенного поведения камышовки-барсучка и лесного конька (Панов и др., 2004, 2006), мы выделили у каждого из этих видов два существенно различных режима пения – инерционный и инновационный. Различия между ними касаются структурного разнообразия соответствующих фрагментов песни и частоты чередования кластеров, состоящих из нот с разными акустическими характеристиками. Для инерционного модуса характерно монотонное повторение одних и тех же либо структурно сходных акустических конструкций. Тогда как при исполнении фрагментов инновационного типа самец систематически вводит в песню все новые и новые варианты нот.

Нечто очень похожее приходится наблюдать и в отдельных песенных циклах у самцов обыкновенной овсянки. В этом отношении наиболее интересные результаты получены при анализе пения самца №3. Можно видеть, что здесь между последовательностями длинных серий (инерционный режим) время от времени вклиниваются короткие серии из одной-двух песен. Чередование таких «усеченных» серий соответствует, на наш взгляд, фазам повышения разнообразия песен (инновационный режим, основанный на комбинировании большего числа элементов в единицу времени) у камышовки-барсучка и лесного конька. Ниже мы приводим примеры обоих этих модусов пения у самца №3 (5 июня 2004 г). Арабские цифры – число песен в серии, римские цифры в скобках – тип песни. Число песен в «усеченных» сериях показано полужирным шрифтом.

Пример инерционного режима пения:

8(I)–**2**(II)–10(V)–6(I)–11(V)–9(I)–**1**(II)–9(V)–5(I)–1(II) – улетает.

Два примера чередований фаз инерционного режима с инновационными (последние подчеркнуты):

7(I)–1(II)–2(I)–1(II)–1(I)–10(V)–7(I)–1(II)–1(I)–1(II)–9(V)–6(I)–2(II)–1(I)–3(V) – улетает.

7(I)–**1**(II)–**1**(I)–**1**(II)–**1**(I)–**1**(II)–3(I)–11(V)–**1**(II)–**2**(I)–**1**(II)–12(I)–**1**(II)–10(V) – улетает.

Отвечает ли организация песенного поведения обыкновенной овсянки гипотезе «временного окна»?

Мы сравнили наши результаты с теми, которые были получены в исследовании Рибел и Слейтер (Riebel, Slater, 1999), где анализируется временная организация песенного поведения зяблика. Оказалось, что у обыкновенной овсянки, как и у зяблика, самцы достоверно различаются по длительности песен, пауз, и серий, а также по числу песен в серии в отношении всех изученных типов песни. Кроме того, показано, что у двух самцов, по которым имеется достаточный объем данных, разные типы песен достоверно различаются между собой хотя бы по некоторым из названных показателей.

Однако на этом сходство заканчивается и начинаются различия. Утверждая, что у зяблика смена напевов подчиняется гипотезе «временного окна», Рибел и Слейтер опирались в основном на то обстоятельство, что у самцов этого вида серии, максимальные по числу песен, наблюдаются только при высокой скорости пения. Иными словами, по их мнению, птица «стремится» уложиться в некий отрезок времени, длительность которого контролируется некими центральными механизмами. У обыкновенной овсянки (данные по самцу №1), как выяснилось, зависимость между числом песен в серии и скоростью пения принципиально иная.

Как можно видеть из рис. 5*б* и комментариев к нему, у овсянки с увеличением скорости пения число песен в серии имеет тенденцию убывать. У зяблика длительность серий для всех типов песен (кроме одного) не зависит от скорости пения. У обыкновенной овсянки, напротив, длительность серий убывает с увеличением скорости пения (рис. 5*а*). У зяблика продолжительность пауз между песнями убывает с увеличением числа песен в серии. Что касается обыкновенной овсянки, то у нее продолжительность пауз несколько возрастает с увеличением числа песен в серии (рис. 4), причем эта зависимость достоверна, если рассматривать все типы песен самца №1 вместе. Впрочем, у самца №3 такая корреляция не выявлена.

Результаты, касающиеся связи между длительностью серий и скоростью пения у обыкновенной овсянки, явным образом не соответствуют предположению о фиксированной максимальной длительности серии («временное окно»). Согласно этой гипотезе, длительность не должна зависеть от скорости пения. Наши данные скорее соответствуют предположению о фиксированном максимальном числе песен в серии, поскольку при таком допущении продолжительность серии должна уменьшаться с увеличением скорости пения, что в большинстве случаев и наблюдается у обыкновенной овсянки. Характер изменения пауз у самцов этого вида в зависимости от скорости пения также очевидным образом не соответствует предположению о фиксированной максимальной длительности серии. Важно однако заметить, что в этом пункте наши данные не укладываются очевидным образом и в альтернативную гипотезу (предположение о фиксированном максимальном числе песен в серии). Что касается положительной связи между числом песен в серии и продолжительностью пауз у самца №1 и отсутствия зависимости такого рода у самца №3, то эти данные, на наш взгляд, не могут быть истолкованы в пользу той или иной гипотезы, обсуждаемой в статье Рибела и Слейтера.

Возвращаясь к гипотезе «временного окна», можно добавить еще следующее соображение. Если длительность серии определяется не числом песен, а максимальным отрезком времени, отведенным на ее исполнение, то следует ожидать, что песен в се-

рии будет тем меньше, чем больше средняя длительность песни в этой же серии. Однако такая корреляция для всех типов серий у самцов № 1 и 3 слабая, причем иногда положительная и всегда недостоверная ($p > 0.05$). Другими словами, предположение о фиксированной максимальной продолжительности серии у овсянок не подтверждается. В виду отсутствия связи между числом песен в серии и средней длительностью песни в этой же серии, эти данные говорят скорее в пользу существования фиксированного максимального числа песен в серии.

И, наконец, как было показано, характер распределения серий по числу песен у обыкновенной овсянки не отличается существенно от нормального распределения (рис. 3). На этом основании можно предположить, что количество песен в серии определяется некоторой стандартной величиной (с разбросом), а не фиксированным их максимальным числом как предполагает гипотеза, альтернативная гипотезе «временного окна». Иными словами, ни та, ни другая не дает адекватного объяснения механизмам смены напевов у обыкновенной овсянки.

Замечания о возможных путях эволюции пения птиц

В заключение хочется привести некоторые соображения относительно возможных путей эволюции песенного поведения птиц, которая, как мы полагаем, могла идти по пути максимизации разнообразия – от структур с «периодической вариативностью» к тем, которые характеризуются «непрерывной вариативностью» (см. Преамбулу). На принципиальную возможность такого рода преобразований указывает обнаруженное нами явление «инновационных фаз» в пении обыкновенной овсянки – типичного представителя видов с манерой пения по принципу «периодической вариативности».

Тот или иной из двух названных принципов построения дефинитивной песни формируется в онтогенезе, когда такая песня развивается путем поступательного структурирования последовательностей простых коротких звуков типа позывок. У обыкновенной овсянки внутри таких хаотических последовательностей со временем выделяются четко структурированные гомотипические последовательности звуков («основа» песни, первоначально без терминальных нот «тиии» и «зиии» – см. Панов, 1973). У видов, которым свойственно пение по типу «непрерывной вариативности» (например, у многих представителей сем. Дроздовых) звуки ювенильного «песенного лепета» («ворчания», по терминологии любителей домашних певчих птиц) постепенно дифференцируются в ноты, гетерогенные по акустической структуре. На свободной комбинаторике таких нот в дальнейшем строится дефинитивная песня (см. Панов, 1999).

У самца обыкновенной овсянки разные типы песни (два или более), сформировавшись в онтогенезе, исполняются в соответствии с разными, жестко разделенными программами. Речь идет о том, что ноты, отвечающие каждому структурному типу, не могут в дальнейшем комбинироваться друг с другом в единой последовательности, как это происходит у видов с «непрерывной вариативностью» пения. Максимально, на что способен поющий самец обыкновенной овсянки – это чередование песен разных типов «через одну». Здесь, как мы полагаем, лишь один шаг до песен с «непрерывной вариативностью».

Этот ход мыслей подтверждается исследованием Слейтера и Селлара (Slater, Sellar, 1986), посвященным сравнительному анализу песен двух близких видов – обыкновенного и голубого зябликов (*Fringilla coelebs*, *Fringilla teydea*). В то время как у первого из этих видов пение жестко подчиняется принципу «периодической вариативности», у второго возможны своеобразные составные песни. Они замечательны тем, что переключения между разными типами песни возможны без пауз, т.е. комбинаторика может осуществляться не только путем манипулирования целостными стереотипными конст-

рукциями, но и на уровне нот. Последние, правда, в данном случае не получили еще полной автономности и свободы комбинирования, но остаются связанными в плотные гомотипические серии (см. Slater, Sellar, 1986, fig. 3).

Нам кажется, что эта тема заслуживает большего внимания со стороны орнитологов, чем то, которое ей уделялось до настоящего времени. Возможности поиска здесь поистине безграничны, поскольку в подавляющем большинстве семейств воробьинообразных (в том числе и в сем. Emberizidae) есть виды, практикующие пение с «периодической вариативностью», и такие, которым свойственна «непрерывная вариативность».

Литература

Панов Е.Н. 1973. Взаимоотношения двух близких видов овсянок *Emberiza citrinella* L., *E. leucocephalos* Gm. в области их совместного обитания. Проблемы эволюции 3. Новосибирск: Наука. С. 261-294.

Панов Е.Н. 1999. Каменки Палеарктики. Экология, эволюция, поведение. М.: КМК. 342 с.

Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С. 2004. Организация песни у камышовки-барсучка, *Arocephalus schoenobaenus*) (Passeriformes, Sylviidae). Зоол. журн. 83(4): 464-479.

Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С. 2006. Организация песни у лесного конька (*Anthus trivialis*, Motacillidae). Зоол. журн. 85(1): 84-100.

Панов Е.Н., Рубцов А.С., Монзиков Д.Г. 2003. Взаимоотношения двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрывания их ареалов). Зоол. журн. 82(4): 470-484.

Рубцов А.С. 2007. Изменчивость песни обыкновенной и белошапочной овсянок (*Emberiza citrinella, E. leucocephalos*) как показатель структуры популяций и эволюционной истории видов. Зоол. журн. 86(7): 863-876. .

Холлендер М., Вулф Д. 1983. Непараметрические методы статистики М.: Финансы и статистика. 518 с.

Cramp S., Perrins C.M. 1994. The birds of the Western Palearctic 9. Oxford Univ. Press. 488 p.

Riebel K., Slater P.J.B. 1999. Song type switching in the chaffinch, *Fringilla coelebs*: timing or counting. Animal Behaviour 57: 655-661.

Slater P.J.B., Sellar P.J. 1986. Contrasts in the songs of two sympatric chaffinch species. Behaviour 99(1-2): 46-64.

36. Организация песни у лесного конька, *Anthus trivialis* (Aves: Motacillidae)[1]

Пение птиц дает хороший пример так называемого сериального поведения. В общем случае песенное поведение реализуется как последовательность более или менее стандартных акустических конструкций, многократно воспроизводимых особью на протяжении длительных отрезков времени. Сама такая акустическая конструкция, отделенная отчетливыми паузами от других, предшествующей и следующей за ней, именуется собственно песней. Характер песни широко варьируют от вида к виду по продолжительности и по структурному разнообразию. Последовательность песен, регулярно воспроизводимых особью в обозримый промежуток времени, может быть названа песенным циклом.

На протяжении десятилетий внимание исследователей песенного поведения птиц было сосредоточено главным образом на анализе тонкой структуры песен как таковых (Ильичев, 1972). Лишь в немногих работах акцент оказался перенесенным с описания песенных конструкций и их изменчивости в пределах вида на выявления принципов организации песенного поведения во времени (обзор см в работе: Catchpole, Slater, 1995). В рамках такого процессуальный подхода актуальная задача может быть сформулирована следующим образом: каково соотношение генетических программ реализации песенного поведения, с одной стороны, и импровизации, осуществляемой певцом на протяжении песенного цикла, с другой.

Удобным модельным объектом для решения поставленной задачи могут служить такие виды пернатых, у которых песни лишены строгой стереотипности, будучи построены на комбинаторике легко обозримого числа исходных единиц. Это обстоятельство предопределяет определенную свободу принятия решений в выборе строительных блоков песни по ходу ее исполнения. Анализ ситуаций подобного рода позволяет коснуться фундаментальных проблемы самоорганизации поведения и роли памяти при оперировании индивидом с акустическим материалом, которым располагает певец.

Как было указано ранее (Панов и др., 2004), в рамках очерченного подхода к анализу временной организации песни птиц оптимальной стратегией мы считаем следующую. Прежде всего, исследователь должен располагать достаточно длительной одноразовой записью вокализации одного (фокального) самца. Анализ такой фонограммы дает возможность составить каталог элементарных строительных блоков песни у данной особи и оценить масштаб их вариабельности. На следующем этапе исследования следует выяснить, насколько стандартны у данной особи правила комбинирования исходных элементов при воспроизведении песни в целом. Сопоставление полученных результатов с данными по другим самцам позволит судить о степени видоспецифичности самих репертуаров строительных блоков песни и о том, насколько в пределах данного вида устойчивы правила их комбинирования в составе протяженных песенных конструкций.

В настоящей работе предложенная программа реализована на примере песенного поведения лесного конька, *Anthus trivialis* L. 1758. Выбор данного вида в качестве модели для анализа временной организации песенного поведения птиц обусловлен следующими особенностями вокализации лесного конька. Во-первых, каждая песня представляет собой отчетливо дискретную конструкцию. И, во-вторых, разнообразие репертуара у каждого данного самца имеет обозримый характер, поскольку песни стоятся на комбинаторике сравнительно небольшого числа исходных элементов.

---

[1] Е.Н. Панов, В.А. Непомнящих, А.С. Рубцов. Зоолю журн. 2006 85(1): 84-100.

Материал и методы

В основу работы положен анализ фонограммы фокального самца, полученной 1 июня 2003 г. в окрестностях деревни Шилово (Мантуровский район Костромской области). Запись производилась с использованием портативного магнитофона Sony TCM-V80 в период высокой песенной активности (8–11 ч утра). Фонограмма, отображающая характер оперирования этого самца с исходным репертуаром базовых элементов песни, состоит из трех фрагментов I, II и III общей длительностью 77 мин (17, 46 и 14 мин, 303 песни). Для анализа протяженных песенных последовательностей статистической обработке подвергнуты еще 4 фонограммы, полученные от двух самцов той же костромской популяции (24 и 10 мин, 118 и 56 песен), а также из Московской обл. и Алтайского края (7 и 5 мин, 39 и 34 песни). Для анализа внутривидовой изменчивости видоспецифической песни лесного конька и степени устойчивости ее характеристик проанализированы короткие фонограммы песен еще 10 самцов из фонотек Лаборатории сравнительной этологии и биокоммуникации РАН и Государственного Дарвиновского музея (Армения, Московская, Вологодская, Костромская, Челябинская, Новосибирская и Иркутская обл., всего 88 песен). В целом объем первичного материала по вокализации лесного конька составил 638 песен.

Записи визуализированы в Лаборатории сравнительной этологии и биокоммуникации РАН с использованием компьютерного спектроанализатора Spectralab. Во всех тех случаях, когда надежная дифференциация двух или более типов исходных базовых акустических элементов вызывала затруднение при использовании спектрографического анализа, мы использовали также амплитудный анализ. Для последующей статистической обработки каждый тип нот обозначали определенной буквой русского алфавита. Сходные типы базовых элементов обозначали одинаковыми буквами с добавлением числового индекса (например, Б, $Б_1$).

При отображении структуры песни в буквенном выражении вслед за литерой, характеризующей тип ноты, в скобках указывали число нот в их гомотипических сериях. Каждой песне присваивали ее порядковый номер в сплошной их последовательности. В результате, материал, подготовленный для компьютерного анализа, выглядел следующим образом: песня 1 – А(7) –Б(5) –В; песня 12 – А(8) –Б(8) –К–И–$Б_1$(3) –В(5) –Е(6) –$Б_1$(4).

Длительность песен и пауз между ними измеряли на экране монитора с использованием программы Spectralab. В той же программе анализировали частотные характеристики песен.

Отличие распределения частот разных категорий нот от ожидаемого теоретического распределения оценивали с помощью критерия Колмогорова-Смирнова. Различия между распределениями частот элементов песни в разных записях песен оценивали с помощью критерия $ч^2$ (при использовании этого критерия объединяли классы распределения, в которых частоты не превышали 5).

Для анализа зависимости повторения нот в гомотипической серии от их типа строили т.н. «кривые выживания»: зависимость логарифма количества серий, длина которых равна заданному числу нот или превышает его, от этого числа. Если повторение однотипных нот представляет собой пуассоновский процесс (т.е. вероятность повторения ноты постоянна независимо от числа предыдущих нот в серии), то на таком графике зависимость описывается линейной регрессией. Соответствие зависимости такой регрессии проверяли путем подбора параметров регрессионного уравнения методом наименьших квадратов и затем оценивали ошибку вычисления параметров.

С той же целью анализа повторения нот оценивали соответствие распределения длин серий геометрическому распределению. Последнее является дискретным анало-

гом экспоненциального распределения и соответствует случайному пуассоновскому процессу, состоящему из событий, которые происходят в дискретные интервалы времени одинаковой продолжительности. Последовательность однотипных нот в серии соответствует таким событиям. Для сравнения эмпирических распределений с геометрическим использовали критерий Колмогорова-Смирнова.

Для определения связи между числом нот в последовательных гомотипических сериях, а также связи между продолжительностями элементов песни использовали непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (*R*).

Чтобы определить частоты переходов между нотами разного типа, строили матрицы переходов, а различия между частотами оценивали с помощью критерия точной вероятности Фишера (двусторонний). Проведенный анализ показал, что появление ноты того или иного типа зависит не только от предыдущей ноты, но и от нот, которые появлялись гораздо раньше. Это делает традиционный анализ переходных вероятностей от одной предыдущей ноты к другой ноте недостаточно информативным. Поэтому мы сочли возможным отказаться от данной процедуры.

Наконец, для оценки отличий последовательности песен разного типа от случайной последовательности использовали критерий Вальда-Вольфовица (Рунион,1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Организация песенных последовательностей во времени

Структура песенной конструкции. Отдельно взятая песня лесного конька представляет собой последовательность нескольких гомотипических серий звуков. «Звуком» мы называем в данном случае как некий единичный акустический элемент (ноту), так и устойчивое сочетание нескольких нот, объединенных в «фигуру» (по терминологии, приведенной в работе: Shiovitz, 1975). Количество гомотипических серий в песнях фокального самца варьирует от 1 до 16, число нот (либо фигур) в составе серии – также от 1 до 16. Соответственно, общее число звуковых посылок, слагающих песню, колеблется в данном случае в очень широких пределах – от 7 (в песнях, включающих одну либо две серии) до 62.

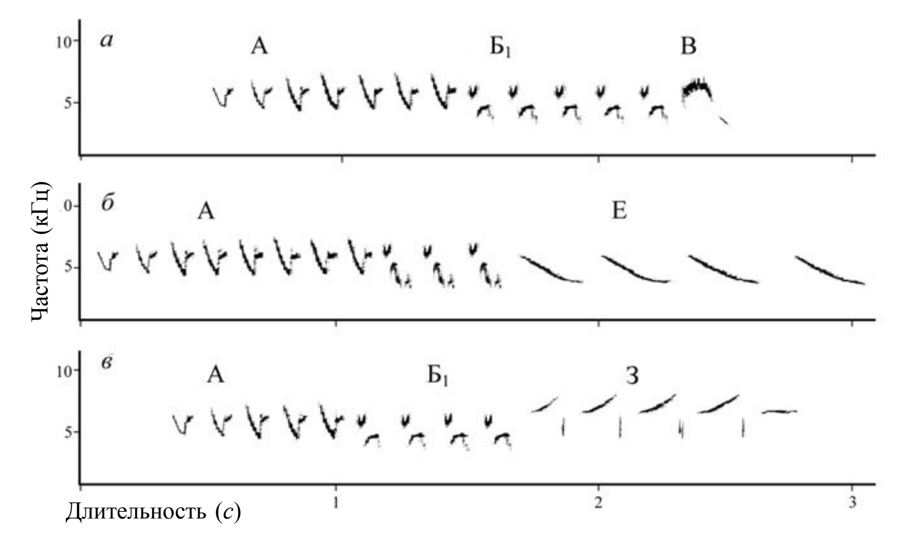


Рис. 1. Песни фокального самца: тип 1 (*а*) и тип 2 (*б*, *в*). Заглавные буквы обозначают типы звуков.

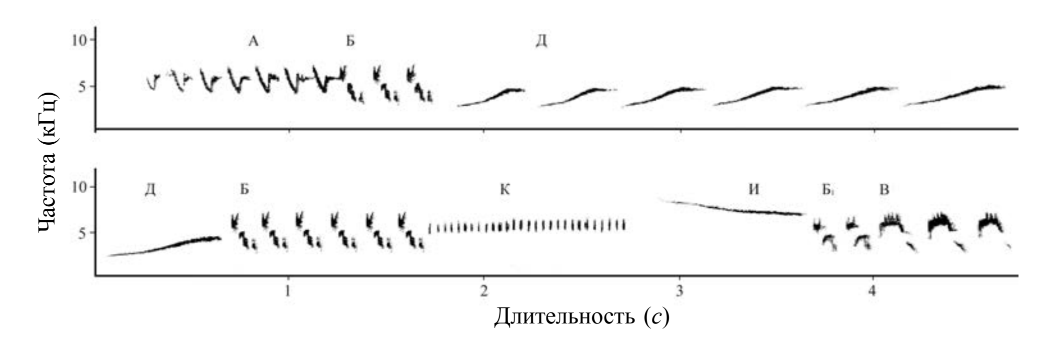


Рис. 2. Песня типа 3 фокального самца. Обозначения как на рис. 1.

Звуки, из которых строится песня, можно условно разделить на три основных типа:

1. Короткие посылки с хорошо выраженной частотной модуляцией (рис. 1, сигнал А); нередко 2 различные ноты такого характера воспроизводятся в составе устойчивого комплекса (фигуры – см. рис. 1, сигналы Б, $Б_1$ и В). Звуки этой категории подвержены наиболее широкой индивидуальной изменчивости, но весьма стереотипны в песнях одного и того же самца (см. раздел «Индивидуальная и географическая изменчивость песни»).

2. Удлиненные посылки с плавно меняющейся несущей частотой, падающей (рис. 1 и 2, сигналы Е, И) либо нарастающей (сигналы Д, З) от начала к концу сигнала. Иногда (как в случае со звуком З) такой свистовой элемент устойчиво воспроизводится в комплексе с широкополосной импульсной посылкой в конечной части фигуры. Все названные свистовые посылки могут воспроизводится как в единственном числе, так и сериями (максимально – до 16 посылок в серии), причем по ходу серии звуки этого типа имеет тенденцию увеличиваться по длительности. Исключение составляет нота И, который в случае его присутствия в песне неизменно воспроизводится вслед за сигналом К. Звуки этой категории (в отличие от звуков типа 1) сохраняют постоянство структуры в песнях разных самцов и могут рассматриваться как видоспецифичные или, по крайней мере, специфичные для нескольких соседних популяций.

3. Глухая трель. Этот тип звуков представлен единственным сигналом К, который присутствует в репертуаре всех самцов, по которым имеются достаточно полные записи. Этот сигнал обычно сопряжен со следующей за ним свистовой нотой И (рис. 2), но может воспроизводится и в ее отсутствие. Связка К–И выглядит как строго видоспецифичная.

Говоря об условности подразделения строительных блоков песни на 3 категории, мы имели в виду следующее. В песнях некоторых самцов наблюдается устойчивое объединение нот типа 1 и 2. В некоторых случаях частотно модулированная нота, стоящая на первом месте в серии и имеющая короткий терминальный фрагмент свистового типа, по ходу серии постепенно преобразуется в постепенно удлиняющийся свистовой звук (частотно модулированным остается лишь его начальная часть – рис. 3). Основные временные и частотные характеристики звуков всех перечисленных типов приведены в таблице 1.

Все разнообразие песен данной особи базируется на комбинаторике небольшого числа звуков. У фокального самца число таких базовых элементов составляло 9 (частотно модулированные звуки А, Б, $Б_1$, В; свистовые ноты Д, Е, Ж, З, И; глухая трель К). У двух других самцов из той же костромской популяции соответствующие цифры равнялись 10 и 11. По характеру компоновки этих базовых структур все песни распадаются на следующие 3 типа:

1. Построенные только из частотно модулированных звуков первой категории. Обычно это короткие песни, состоящие не более чем из 3 серий (рис. 1, *а*).

2. Первые серии в песне построены из частотно модулированных звуков, последняя (как правило, третья или четвертая) – из свистовых (рис. 1, *б*, *в*).

3. Удлиненная песня, состоящая из 5 или более серий (максимально до 16). Для этого типа характерно повторение по ходу песни ее начальных серий, состоящих из частотно модулированных звуков. Повторяться дважды или трижды могут до 5 разных серий (максимально наблюдаются 6 повторов какой-либо одной из них). В песнях этого типа серии свистовых нот локализованы между сериями частотно модулированных звуков (рис. 2). Крайне редко (3 из 303 песен фокального самца, менее 1%) свистовые ноты занимают в песнях этого типа терминальное положение Напротив, связка звуков К–И наблюдается только в песнях рассматриваемого типа (рис. 2). Эта связка может присутствовать в песне по крайней мере с одной серией свистовых нот (таких как Д, Е, Ж или З; см. рис. 2). Но в крайне редких случаях возможно совмещение в одной песне двух серий, состоящих из свистовых нот разного типа серий (например, Д и З) и разделенных сериями частотно модулированных звуков. Среди 303 песен фокального самца лишь одна была построена таким образом (ААААААА-ББББ-***ЗЗЗЗЗЗЗЗЗ***-ББББ-ВВ-ААА-$Б_1Б_1Б_1Б_1$***ДДДД***- $Б_1Б_1Б_1Б_1$).

Таблица 1. Частотные и временные характеристики базовых элементов песни фокального самца

Тип и наименование звука	Число элементов-(нот)	*n*	Длитель-ность (с)	Нижний предел частотного заполнения (кГц)	Нижний предел частотного заполнения(кГ ц)
Частотно модулированные					
А	1		0.11	3.9	7.5
$Б_1$	2		0.13	2.7	6.5
Б	2-3		0.15	2.0	7.7
В	2		0.22	2.1	7.0
Свистовые без выраженной частотной модуляции					
Д	1	10	0.41-0.63* 0.45±0.15	2.0	4.2
Е	1	12	0.23-0.45 0.33±0.09	3.2	5.7
З: свистовой элемент	2	12	0.12- 0.29 0.17±0.06	6.1	7.7
широкополосный элемент			0.01	3.3	6.0
И	1	12	0.73-0.91; 0.68±0.07	6.6	8.8
Импульсные					
К	24- 34 пульсов	10	0.83- 1.24 1.01±0.13	4.6	7.0

* Разброс значений и средняя величина плюс стандартное отклонение (только для звуков, подверженных изменчивости временных параметров).

** Не приведены характеристики звуков Г и Ж, присутствующих в репертуарах двух других самцов из той же Костромской популяции.

Серии, состоящие из свистовых нот, достоверно длиннее в песнях этого типа, нежели в песнях типа 2 (табл. 2). Следует также заметить, что демонстративные полеты самцы совершают лишь в сопровождении песни типа 3. Ее максимальная длительность составляет 16 *с*.

В фонограмме фокального самца число песен I, II и III типов составляет, соответственно, 47.5, 26.4 и 26.1%. Иными словами, песни со свистовым окончанием, которые принято считать наиболее характерными для лесного конька, у данной особи составляют лишь немногим более четверти вокальной продукции. Впрочем, подобные соотношения зарегистрированы не у всех самцов, по которым имеется репрезентативные выборки (табл. 3).

Динамика следования сигналов в песенных циклах лесного конька. Как видно из рис. 4, основная доля акустической продукции самца лесного конька представлена короткими песнями длительностью 3–4 *с*.

Аналогичные распределения получены при анализе записей 4 других самцов того же вида. Все графики имеют одну явно выраженную вершину, в разной степени смещенную влево по сравнению с нормальным распределением (во всех случаях отличие от нормального распределения статистически значимо, p <0.001, критерий Колмогорова-Смирнова).

У фокального самца №3 средняя продолжительность песни составляет 3.8±0.6 *с* в фрагменте I, 4.3±0.4 *с* (II) и 3.8±0.7 *с* (III). Все различия между этими величинами статистически незначимы (p >0,05, критерий Манна-Уитни). У другого самца из той же популяции соответствующая цифра 3,6±0,3 *с*.

Практически все короткие песни состоят из 3–4 серий и относятся преимущественно к типам 1 и 2. Обычно такие конструкции, разделенные паузами, следуют друг за другом блоками, которые объединяют от 3 до 10 песен, слабо варьирующих по своей структуре (нередко от песни к песне меняется лишь число посылок в однотипных гомотипических сериях). Например,

ААААААА-БББББ-В (тип 1)
ААААА-БББББ-ВВ (то же)
АААААА-БББББ-ВВ (то же)
ААААА-БББ-ВВВВ (то же)
ААААА-ББББ-***ЗЗЗЗ*** (тип 2)
АААААА-БББББ-ВВВ (тип 1)

Лишь время от времени такие блоки перемежаются удлиненными песнями типа 3 (5–16 серий, сред-

Таблица 2. Распределение числа свистовых посылок в гомотипических сериях песен типов 2 и 3

Локализация серий в песне	Число посылок в серии																Всего серий
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
В конце песни (песни типа 2)	30	12	4	9	4	7	2	4	1	4	3	-	-	-	-	-	76
В середине песни (песни типа 3)	37*	1	2	12	16	16	11	3	2	4	3	-	3	1	-	1	112

* Нота «И».

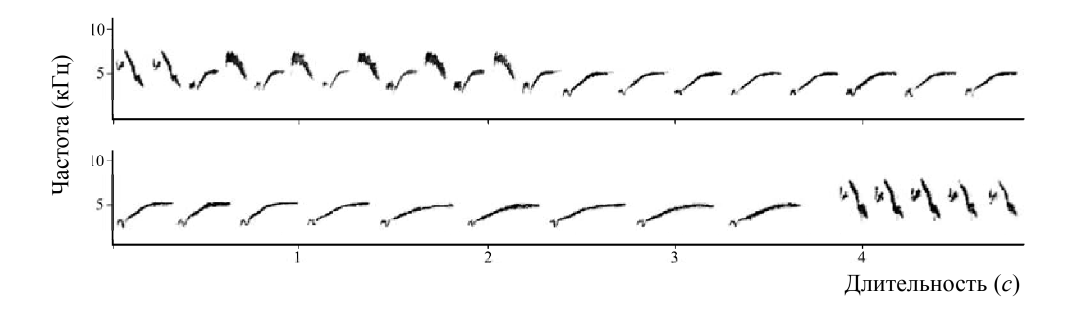


Рис. 3. Перерастание частотно модулированных нот в свистовые в песне самца из Алтайского края. Начало и окончание песни не показаны. Удлинение сигнала по ходу песни характерно для всех свистовых нот.

Таблица 3. Соотношение разных типов песен в записях вокализации 5 самцов лесного конька

№№ самцов*	Тип 1	Тип 2	Тип 3	Всего песен
№ 3 (фокальный)	47.5 (144)	26.4 (80)	26.1 (79)	303
№ 2	55.1 (65)	33.1 (39)	11.9 (14)	118
№ 1	0.9 (5)	64.3 (36)	26.8 (15)	56
№ 4	47.1 (16)	44.1 (15)	8.8 (3)	34
№ 5	92.3 (36)	2.6 (1)	5.1 (2)	39

* Самцы №№ 1–3 записаны в Костромской обл., самец №3 – в Московской обл., самец № 4 – в Алтайском крае.

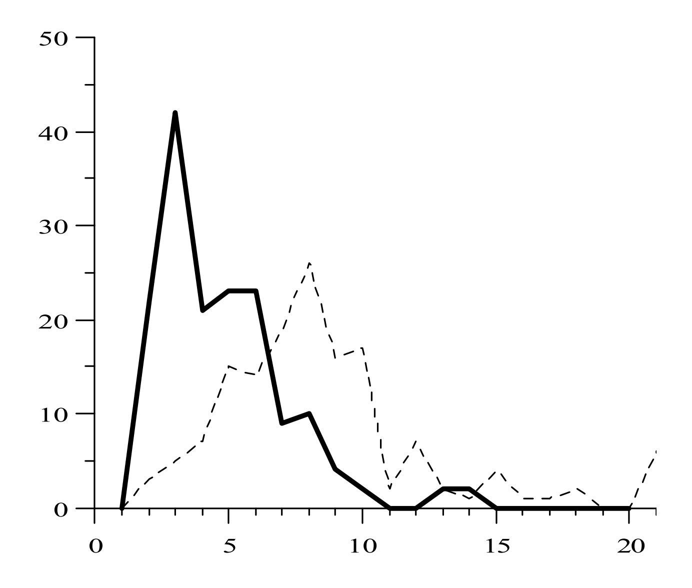


Рис. 4. Распределение продолжительности песен (сплошная линия, *n*= 160) и пауз (*n*= 148) у фокального самца № 3. Абсцисса – количество песен. Ордината – продолжительность песен (*с*).

Таблица 4. Распределение числа серий (%) в песнях двух самцов лесного конька

Число серий в песне	Номера самцов			
	№ 3 (фокальный)			№ 2
	Фрагмент I	Фрагмент II	Фрагмент III	
1	2.9	0.6	0	0.0
2	1.4	11.2	0	40.7
3	58.6	36.8	73.0	30.5
4	10.0	19.4	11.1	16.9
5	10.0	10.6	1.6	1.7
6	5.7	8.8	3.2	5.1
7	2.9	2.5	4.8	2.5
8	1.4	6.3	3.2	1.7
9	5.7	1.2	1.6	0.8
10 и больше	1.4	2.5	1.6	0
Сумма песен	70	160	63	118

нее 7,0±3,05). Так, в последовательности из 100 песен фокального самца только 23 относятся к этому типу. Их порядковые номера таковы: 5, 8, ***13, 14***, 18, 25, 28, 31, 34, 36, 40, 49, 59, 66, 76, ***78, 79, 80, 81, 82***, 85, 86, 97. Можно видеть, что эти удлиненные конструкции также могут следовать друг за другом короткими блоками из 2–5 песен (жирный курсив). Однако частота появления таких блоков не отличается достоверно от частоты, ожидаемой при случайной последовательности песен разного типа (критерий серий Вальда-Вольфовица, $p > 0.05$).

Численное преобладание в вокальной продукции самцов лесного конька коротких песен типов 1 и 2 естественным образом предполагает, что большинство песен состоит из небольшого числа серий (2 или 3), как это показано в таблице 4.

Распределение, отображенное в таблице 4, отличается от равномерного: преобладают песни, включающие в себя от 2 до 4 серий ($p < 0.001$, критерий Колмогорова-Смирнова). В то же время структура песен у разных самцов неодинакова: у самца №3 максимум распределения приходится на песни, состоящие из 3 серий, а у самца №2 чаще всего встречаются песни из 2 серий (различие статистически значимо, $p \ll 0.001$, критерий χ^2). Кроме того, фрагмент I фонограммы самца № 3 отличается от других его записей тем, что в ней менее выражено преобладание песен с тремя сериями ($p < 0.05$).

Как уже было сказано, удлиненные песни типа 3 неизменно включают в себя серии свистовых нот. А коль скоро песни этого типа находятся в меньшинстве, легко понять, почему и серии свистовых нот встречаются в выборках существенно реже, чем серии, состоящие из частотно модулированных звуков (см. таблица 5).

Показанные в таблице 5 распределения частотно модулированных и свистовых нот статистически значимо отличаются от равномерного распределения (во всех фонограммах $p \ll 0.001$, критерий Колмогорова-Смирнова). Значимо различаются эти распределения и у разных самцов ($p < 0.001$, критерий χ^2). Однако распределения в разных фрагментах фонограммы, полученной от самца №3, практически одинаковы ($p > 0.05$).

Вариабельность длины гомотипических серий. Анализ распределений числа нот гомотипических сериях ААА… и БББ… у самца №3 (фрагмент II), а также в сериях ААА…, ВВВ… и ГГГ… у самца №2, показал (табл. 6), что все они отличаются от геометрического распределения ($p < 0.01$, критерий Колмогорова-Смирнова). Это различие связано с тем, что наиболее часто встречающиеся серии состояли из 4 и более нот, а не из одной, как следовало бы ожидать при геометрическом их распределении.

Таблица 5. Распределение числа серий нот (%) разных категорий в песнях двух самцов из одной локальной популяции Костромская обл.)

Характер и наименования нот	Номера самцов			
	№ 3 (фокальный)			№ 2
	Фрагмент I	Фрагмент II	Фрагмент III	1
Частотно модулированные				
А	28.8	26.8	28.0	–*
$А_1$	–	–	–	35.6
Б+ $Б_1$	34.5	35.8	34.1	0
В	21.7	15.7	17.6	18.6
Г	–	–	–	23.4
Свистовые				
Д	2.1	3.7	3.8	1.2
Е	5.3	7.3	5.0	5.3
Ж	–	–	–	5.1
З	2.8	2.8	4.6	2.4
И	2.1	3.5	3.1	0.3
Трель				
К	2.5	4.4	3.8	0.3
Сумма серий	281	709	261	376

* Прочерк означает отсутствие звука в репертуаре данного самца.

Таблица 6. Распределение числа нот в гомотипических сериях

Число нот в серии	Ноты, слагающие гомотипические серии				
	Самец № 3		Самец № 2		
	А	Б	$А_1$	В	Г
1	0.0	0.6	0.0	0.0	3.1
2	0.0	1.9	1.6	3.0	1.1
3	0.0	6.3	7.0	1.5	1.1
4	0.0	35.8	6.3	17.9	2.3
5	3.1	31.1	20.3	31.3	8.0
6	22.4	17.6	21.2	17.9	10.2
7	45.3	2.5	23.4	17.9	6.8
8	24.2	3.1	14.8	10.4	12.5
9	4.3	0.0	1.6	0.0	3.4
10 и более	0.6	0.0	0.8	0.0	51.1*
Средняя длина серий	7.1±0.1	4.8±0.2	6.0±0.3	5.6±0.3	11.4±0.4
Сумма серий	161	159	128	67	88

* Часть этих серий включала до нескольких десятков нот.

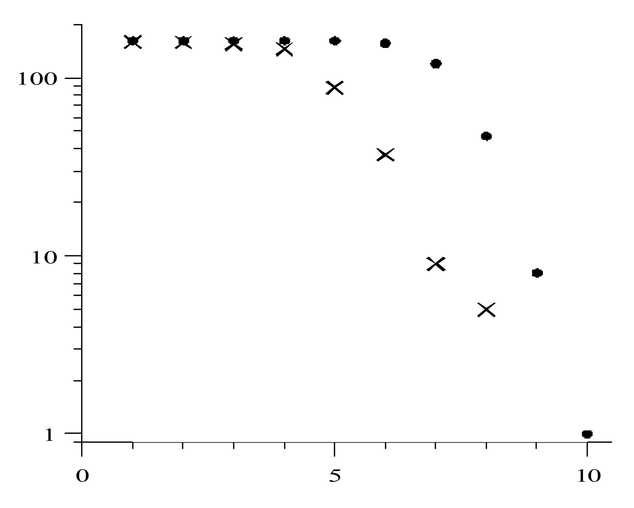


Рис.5. Кривая выживания для шумовых нот А (кружки) и Б (крестики) в гомотипических сериях фокального самца №3 (фрагмент II). Абсцисса: число нот в серии (линейный масштаб). Ордината: количество серий (логарифмический масштаб). Каждая точка обозначает количество серий, число нот в которых равно соответствующей цифре на абсциссе либо превышает ее. В случае пуассоновского процесса все точки должны укладываться на прямую линию, однако здесь этого не происходит.

Как можно заключить из таблицы 6, распределение длин серий ААА… и A_1 $A_1A_1A_1$… различается у разных самцов: у самца №3 это распределение смещено в сторону более высоких значений по сравнению с самцом №2 (p <0.05, критерий χ^2).

Кроме того, распределения серий из разных нот отличаются у одного и того же самца. Серии ноты Г у самца №2 много длиннее, чем серии A_1 или В (p<0.01, критерий χ^2), а два последних типа серий не различаются статистически значимо (p >0.05). У самца №3 длина серий А смещена к более высоким значениям по сравнению с сериями Б (p <0.05, критерий χ^2).

В каждом распределении, приведенном в таблице 6 (за исключением относящегося к сериям нот В у самца №2), мы находим четко выраженную *типичную длину* серий. Это позволяет предположить, что длина серий может иметь некоторый фиксированный порог (с определенным разбросом). Такому предположению соответствуют и кривые выживания нот для серий ААА… и БББ… самца № 3 (рис. 5).

Нетрудно видеть, что обе кривые выживания идут сначала почти горизонтально. Это означает, что большинство серий не прекращаются после 1–2–3 нот, как должно быть в случае пуассоновского процесса. Затем, после некоторого «порогового» числа нот (6–7 нот для серий ААА… и 4–5 нот серий БББ…), кривая резко опускается вниз. Это означает, что доля серий с относительно большим числом нот оказывается значительно ниже, чем можно ожидать при пуассоновском процессе.

Аналогичную форму имеют кривые выживания у всех гомотипических серий, данные по которым включены в таблицу 6.

Соотношения между сигналами и разделяющими их паузами в песенных последовательностях. Мы полагаем, что для понимания принципов временной организации песенных циклов оценка длительности пауз между последовательными песнями столь же существенна, как и оценка длительности самих песен. Поэтому была предпринята попытка выявить корреляции между этими двумя параметрами.

При анализе связей между длительностями песен и пауз у этого вида статистически значимая отрицательная корреляция между продолжительностью песни и паузы обнаружена лишь в одном (максимальном по длительности) фрагменте II фонограммы фокального самца №3 (R = 0.16, $p = 0.04$). Во всех прочих записях значения такой корреляции варьировали от +0.15 до –0.15, но не были статистически значимы. Поэтому на основе имеющегося материала достоверных выводов о связях между песнями и паузами сделать не удалось.

Также не обнаружено значимой корреляции между продолжительностями последовательных песен: коэффициенты корреляции Спирмена R не превышают 0.2, во всех случаях $p >> 0.05$.

Иная картина выявлена при анализе связей между последовательными паузами. В трех фрагментах фонограммы фокального самца №3 коэффициенты корреляции составляют $R = 0.20$ ($p = 0.11$, н.д.), $R = 0.34$ ($p = 0.11$, н.д.), $R = 0.16$ ($p = 0.05$; этот фрагмент наиболее продолжителен). У двух других самцов из той же костромской популяции $R = 0.08$ ($p = 0.56$, н.д.) и $R = 0.36$ ($p = 0.0001$). В записи самца из Московской области $R = 0.32$ ($p = 0.05$). В записи самца из предгорьев Алтая $R = 0.41$ ($p = 0.01$). Таким образом, у лесного конька часто обнаруживается (хотя и не всегда) явная корреляция между длительностями последующих пауз. Ее отсутствие в ряде фонограмм объясняется, вероятно, существенным разбросом в продолжительности пауз: некоторые из них очень велики, поэтому для обнаружения корреляции требуется весьма продолжительная запись. Именно поэтому статистически значимые корреляции обнаружены лишь в наиболее длинных фонограммах.

Общие принципы организации песенного поведения

Как оказалось, характер оперирования певца с исходным акустическим материалом подвержен очевидным модификациям по ходу исполнения песни. Нам удалось выявить два существенно разных типа комбинаторики. Они различаются по структурному разнообразию соответствующих фрагментов песни и по характеру чередования серий, состоящих из нот с разными акустическими характеристиками. Один тип мы назвали инерционным, второй – инновационным (Панов и др., 2004).

Весьма стандартизованный инерционный режим используется при воспроизведении первых 3 серий песни (или меньшего их числа, если песня обрывается раньше). Инновационный режим, при котором серии строятся из большего числа нот, наблюдается при исполнении самцом четвертой и последующих серий, когда они присутствуют в песне.

Иными словами, инерционный режим характерен для исполнения начальной (достаточно стереотипной) части песен, а инновационный – для заключительных фрагментов песен максимальной длительности. Таким образом, короткие песни из 2–3 серий не выходит за пределы инерционной фазы, тогда как в длинных песнях (преимущественно типа 3) выделяются две фазы – инерционная и инновационная.

Практически все короткие песни состоят из 3–4 серий и каждая из них. Как было сказано ранее, обычно такие конструкции следуют друг за другом блоками, объединяющими от 3 до 10 песен. Лишь изредка эти инерционные блоки перемежаются удлиненными песнями инновационного характера, которые также имеют тенденцию группироваться во времени.

Структурные различия между инновационным и инерционным режимами. Как удалось выяснить, характер нот, из которых построена данная серия, влияет на выбор самцом нот, слагающих следующую серию. Оказалось также, что это влияние может быть разным при инерционном и инновационном режимах. В частности, у фокального самца №3 эта зависимость выражена очень четко для ноты Б (табл. 7). Можно видеть, что в

Таблица 7. Зависимость типа нот в песне от положения в ней серии нот Б

Место в песне серии нот Б	Тип нот в последующей серии						
	А	В	Д	Е	З	И	К	Всего
II серия в песне (ААА...- БББ...)	0	71	23	14	18	0	16	142
Серии IV, V и т. д.	9	52	7	1	1	0	21	91
Достоверность различий	p<0.05, критерий χ^2							

Таблица 8. Зависимость выбора начальных серий нот от характера серий в начале предыдущей песни (самец №2, Костромская обл.)

Начальные серии предыдущей песни	Начальные серии следующей песни		
	ААА...-ГГГ...	ААА..-ВВВ...	Всего
ААА..-ГГГ...	48	9	57
ААА..-ВВВ...	10	48	58
Достоверность	p< 0.001, критерий точной вероятности Фишера		

случае, когда серия БББ… находится в песне на втором месте (ААА…– БББ…; инерционная фаза), то после неё довольно часто появляются почти все ноты, имеющиеся в репертуаре данного самца. Если же нота Б повторяется в удлиненной песне типа 3 (инновационный режим), то среди последующих нот преобладают две: В и К (различие статистически значимо: p<0.05, критерий χ^2).

Для инерционной фазы характерно следующие устойчивое сочетание порядка следования серий, состоящих из определенных нот. Так, у самца № 2 (Костромская обл.) песня начинается как сочетание серий ААА…–ГГГ…, либо ААА…–ВВВ… Выявлена статистически значимая тенденция повторения этих сочетаний при инерционном режиме воспроизведения блоков последовательных песен (табл. 8).

Удалось также выявить повторение всей инерционной фазы у того же самца № 2 для последовательности серий ААА…–ВВВ… ЕЕЕ… (p <0.001, критерий Фишера) и ААА…–ВВВ… ЖЖЖ…. (p <0.05). У фокального самца №3 аналогичное повторение инерционной фазы статистически значимо для серий ААА…–БББ…–ВВВ… (p <0.01), ААА…–БББ…–ДДД… (p <0.001) и ААА…–БББ…–ЗЗЗ… (p <0.01). Для прочих сочетаний серий нот у этих самцов тенденция повторения оказалась недостоверной из-за недостаточной продолжительности непрерывных фонограмм.

Кроме того, удалось обнаружить зависимость между длиной серий в инерционных фазах последовательных песен. Так, у фокального самца №3 в отношение серий нот ААА… (с которых начинаются все его песни) эта зависимость выражается следующими величинами: для фрагмента I R = 0.34, p <0.01; для фрагмента II R = 0.16, p = 0.06; для фрагмента III R = 0.34, p <0..01. У того же самца для серий нот БББ… (вторых по порядку в песнях) R = 0.26, p = 0.03 (фрагмент I), R = 0.13, p = 0.11 (фрагмент II), R = 0.32, p <0.01 (фрагмент III). У самца №1 коэффициент корреляции Спирмена для серий нот А в последовательных песнях R = 0.21, p = 0.02.

Таким образом, можно видеть, что в инерционной фазе изменчивость как состава нот в песнях, так и длины серий в большинстве случаев ограничена некоторой зависимостью между этими параметрами в последовательных песнях.

Инновационная фаза отличается от инерционной тем, что в ней используется практически весь репертуар базовых звуков, служащих для построения песни данного самца (включая и те, что задействованы в инерционной фазе). И хотя инновационная фаза в этом смысле заметно превосходит инерционную по разнообразию, оно отчасти огра-

Таблица 9. Зависимость типа нот в гомотипической серии от типа нот в предыдущей серии (инновационная фаза песен типа 3, фокальный самец №3)

Типы нот в предыдущей серии	Типы нот в последующей серии								Всего
	А	Б	В	Д	Е	З	И	К	
А	-	36	1	0	0	0	0	0	37
Б	9	-	52	7	1	1	0	21	91
В	33	0	-	3	50	1	0	0	87
Д	1	18	0	-	0	0	0	1	20
Е	1	42	0	0	-	0	0	0	43
З	0	16	0	0	0	-	0	0	16
И	0	37	0	0	0	0	-	0	37
К	1	0	0	0	0	0	41	0	42
Всего	45	149	53	10	51	2	41	22	373
Достоверность	Во всех случаях p<0.001, критерий Фишера								

ничено за счет того, что серии разных нот сочетаются друг с другом в определенном порядке. Например, за нотой К неизменно следует нота И (хотя первая иногда воспроизводится и в отсутствие второй). Интересно, что после ААА…, как и в инерционной фазе, всегда следует серия БББ… (подчас усеченная до единственной ноты). Другие случаи подобной детерминации приведены в таблице 9.

Следует, однако, заметить, что статистический анализ (критерий Фишера) не дал ни одного достоверного случая повторений устойчивых пар серий в инновационных фазах последовательных песен**.** Не обнаружено также использования такого рода сочетаний в инерционной фазе следующей песни.

Связь песенного поведения с демонстративными полетами самцов. Поскольку поющий самец гораздо более заметен для наблюдателя во время характерного демонстративного полета, может сложиться впечатление, что существует тесная связь между песенным поведением и этим типом двигательной активности (см., например, Bergmann, Helb, 1982). Однако, в действительности пение во время демонстративного полета – явление сравнительно редкое. Так, у фокального самца №3 только 14 из 303 (4.6%) были воспроизведены в ходе демонстративных полетов (табл. 10). Важно заметить, что фонограмма этой особи получена в период максимальной социальной и песенной активности самцов данного вида (1 июня, начало гнездового цикла, 10–11 *ч* утра). Самец №2 из той же популяции, запись которого проводили ближе к концу брачного периода (14 июня 2000 г.), во второй половине дня, все 117 зафиксированных песен произнес, находясь на одном и том же песенном посту.

Как следует из таблицы 10, все без исключения песни, воспроизводимые во время демонстративного полета, относятся к категории 3. Это могло бы указывать на тесную связь песенной и двигательной активности, если бы не то обстоятельство, что большая часть песен типа 3 воспроизводятся самцом с присады. Из 79 песен этого типа, зарегистрированные в выборке по фокальному самцу №3 (см. таблица 3) только 14 сопровождали демонстративные полеты, а 65 (82.3%) подавались с присады.

Вместе с тем, судя по данным таблицы 10, демонстративные полеты распределены во времени неравномерно. Действительно, если во фрагменте II фонограммы длительностью 46 *мин* зафиксированы всего лишь 4 песни в полете (0.09 песен в *мин*), то в коротком фрагменте III длительностью 14 *мин* их отмечено 6 (0.43 песни в минуту). Различия статистически достоверны ($\chi^2 = 5.25$, p <0.02). Показательно к тому же, что во время записи фрагмента III полеты трижды следовали друг за другом с очень короткими паузами (0, 1 и 1 песня с присады между полетами). Все сказанное указывает на реальность предположения о существовании неких всплесков мотивации, ведущих к повышению двигательной активности поющего самца.

Таблица 10. Характеристики песен фокального самца № 3, сопровождавших его демонстративные полеты

n	№ песни в протоколе	Число песен с присады (между полетами)	Длина песни (с)	Число серий	Общее число нот	Число серий-дублей*	Характер и число нот в сериях свистов (середина песни)
	Фрагмент I (17 *мин*, 72 песни)						
1	27		12.0	11	30	2, 3, 3	6Д, И
		4					
2	32		4.7	4	23	2	7Е
		15					
3	48		8.5	6	31	2, 2	7Д
		16					
4	65		7.4	5	31	2, 2	9Е
	Фрагмент II (46 *мин*, 166 песен)						
5	38		9.4	8	30	2	7Д, И
		20					
6	59		7.6	5	27	2	7Д
		100					
7	140		7.1	5	24	2	6Д
		16					
8	156		6.9	6	26	2	7Е
	Фрагмент III (14 *мин*, 65 песен)						
9	26		11.6	11	40	2, 3	8Е, И, 2Д**
		1					
10	28		7.9	8	31	2, 2	И, 3Д
		0					
11	29		9.7	10	32	2, 2. 2	И, 4Д
		6					
12	36		8.9	8	35	2, 3	10Е
		16					
13	53		10.5	9	39	2, 2	И, 4Д
		1					
14	55		6.6	7	33	2, 2	6Е

* Серии, воспроизводимы в песне дважды или трижды (например, серии ААА…, БББ.. и ВВВ.. в песне 1: АААААА-БББ-ВВВВВ-***ДДДДД***-К-***И***-ББ-ВВВВ-ААААА-ББББ-В). Свистовые ноты показаны жирным курсивом.
** Единственный случай использования свистовых нот в конце песни.

Индивидуальная и географическая изменчивость песни

Структура базовых элементов песни. Проведенные исследования показали, что даже в пределах одной и той же популяции каждый самец имеет свой собственный устойчивый репертуар исходных элементов песни и собственную манеру ее исполнения (см. также Cramp, 1988). При этом, однако, при сравнении акустических характеристик пе-

сен разных самцов удается (с большей или меньшей уверенностью) гомологизировать многие типы нот даже у самцов из географически удаленных популяций. В то же время некоторые звуки в песнях того или иного самца не находят сколько-нибудь подобных себе в песнях других особей даже из той же локальной популяции. Последнее обстоятельство может указывать на способность самца модифицировать местные стандарты пения в период становления индивидуальной песни в раннем онтогенезе.

К числу звуков, которые можно считать видоспецифичными для песен лесного конька, относится в первую очередь трель К, присутствующая в записях всех 4 самцов из Костромской области, а также особей из Великобритании (Cramp, 1988), Московской, Новосибирской, Челябинской областей и Алтайского края. У всех у них (за исключением самца из последнего региона, выборка по которому невелика) трель К воспроизводится в связке с последующей свистовой нотой И, которую также можно считать видоспецифичной. Лишь незначительно варьируют от самца к самцу свистовые ноты Д, Е, Ж и З, хотя и здесь иногда приходится подозревать элементы индивидуального «творчества» (сравни изображения ноты Д на рис. 2 и 6*а* и ноты Е на рис. 1*б* и 6*в*).

Гораздо менее стандартизованными выглядят те частотно модулированные звуки, которые поддаются надежной гомологизации (такие, например, как нота В). Как можно видеть из рис. 6*г*, у некоторых самцов этот звук может воспроизводится как сам по себе, так и в связке с короткой свистовой нотой, которую предположительно можно считать одной из вариаций сигнала Д.

Объем репертуара базовых единиц. Даже в пределах одной локальной популяции этот показатель может быть неодинаковым у разных самцов. Так, при общем сходстве в структуре большинства нот (В, Д, Е, З, И, К) у трех самцов из Костромской обл., в репертуаре двух из них присутствовали также нота Ж, отсутствующая у третьего, и нота Г, которой не было у двух других. С учетом тех нот, которые были уникальны для каждого из этих самцов, их репертуары базовых единиц включали в себя 9, 10 и 11 звуков.

Как следует из таблицы 11, ноты разных типов в песне каждого самца встречаются с неодинаковой частотой (распределения во всех записях резко отличаются от равномерного, $p \ll 0.001$, критерий Колмогорова-Смирнова). В целом, у самцов № 2 и 3 частотно модулированные ноты преобладают над свистовыми. Кроме того, частоты гомологичных

Таблица 11. Распределение частот (%) разных категорий нот у двух самцов

Характер и наименования нот	Номера самцов			
	№ 3 (фокальный)			№ 2
	Фрагмент I	Фрагмент II	Фрагмент III	
А	41.5	38.1	41.2	–*
$А_1$	–	–	–	30.3
Б	28.4	33.8	30.9	–
В	15.6	11.9	13.5	14.8
Г	–	–	–	39.6
Д	1.5	2.5	2.0	0.6
Е	6.4	6.4	4.0	2.8
Ж	–	–	–	3.5
З	4.2	5.6	7.1	2.2
И	0.2	0.8	0.3	0.1
К	0.2	0.8	1.0	0.1
Л	–	–	–	6.2
Сумма нот	1287	3262	1224	2618

нот не совпадали у самцов № 2 и № 3, в основном за счет того, что в песнях последнего нота Б используется очень часто, а ноты Г и Ж отсутствуют (критерий ч², p <0.001). При сравнении распределений объединяли частоты нот, встречавшихся редко или вообще не встречавшихся в отдельных записях (например, объединяли частот нот Ж и З).

К сожалению, краткость большинства фонограмм, хранящихся в коллекциях звукозаписей, не позволяет с уверенностью охарактеризовать весь репертуар данного самца. Дело в том, что некоторые звуки, свойственные репертуару особи, воспроизводятся достаточно редко. Например, у самца №2 (Костромская обл.) связка звуков К–И впервые появляется в фонограмме только в песне №117.

Организация песенных последовательностей. По мнению Крампа (Cramp, 1988), все песни данного самца лесного конька неизменно начинаются серией одной и той же ноты. Наши данные показывают, что так дело обстоит часто, но далеко не всегда.

Действительно, песня фокального самца №3 всегда начинается серией нот А, за которой следует серия нот Б и ли $Б_1$. У самца №2 из той же популяции начальная серия нот также стандартна (иная по структуре, чем у самца №3), а за ней практически с равной частотой могут следовать серии серии В или Г.

В отличие от этих особей самец №1 (та же популяция) использовал в составе начальных серий два принципиально разных звука, причем структура одного из них претерпевала заметные преобразования уже по ходу начальной серии. У другого самца (Московская обл.) в стандартной для него начальной серии четырем песням из 34 предшествовали короткие свистовые ноты, которым не найдено аналога в песнях других самцов. У самца, записи песен которого получены в Алтайском крае, серии начальных

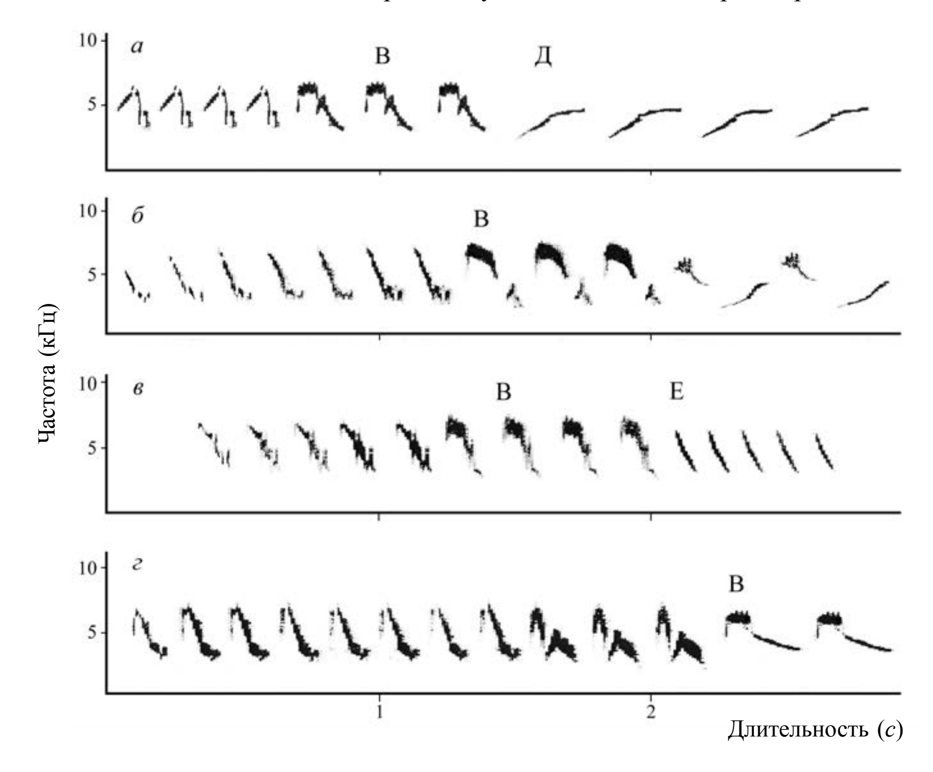


Рис. 6. Видоспецифические черты и индивидуальная изменчивость песни лесного конька. *а* – Армения, *б* – Московская обл., *в* – Челябинская обл., *г* – Иркутская обл.

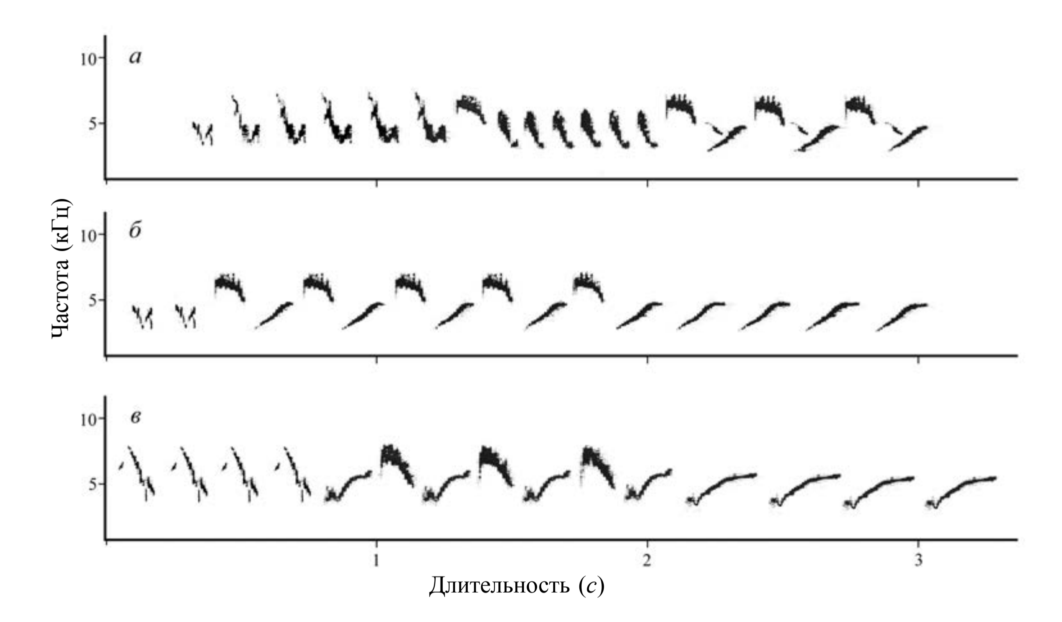


Рис. 7. Использование одних и тех же нот в составе гомо- и гетеротипических серий. *а*, *б* – записи из Московской обл., *в* – из Алтайского края.

нот состояли из двух разных звуков – Г или $Г_1$. Смена одного другим происходила следующим образом: песни №№ 1,2 (Г); 3–7 ($Г_1$); 8–14 (Г); 15–26 ($Г_1$); 27–35 (Г); 36-36 ($Г_1$).

Мы видели, что нормой для лесного конька является построение песен из гомотипических серий звуков, то есть все посылки в составе серии одинаковы. Однако некоторые самцы прибегают к более изощренной импровизации: они строят некоторые серии из одинаковых фигур, попарно сочетаюющих ноты, каждая из которых может использоваться и независимо от другой (в составе гомотипических серий, подчас усеченных до единственной ноты; см. рис. 7). Такая комбинаторная компоновка песен обнаружена у двух самцов из географически удаленных популяций (Московская обл. и Алтайский край). Мы полагаем, что описанное отклонение от типичной структуры песен есть проявление скорее индивидуальной, чем географической изменчивости.

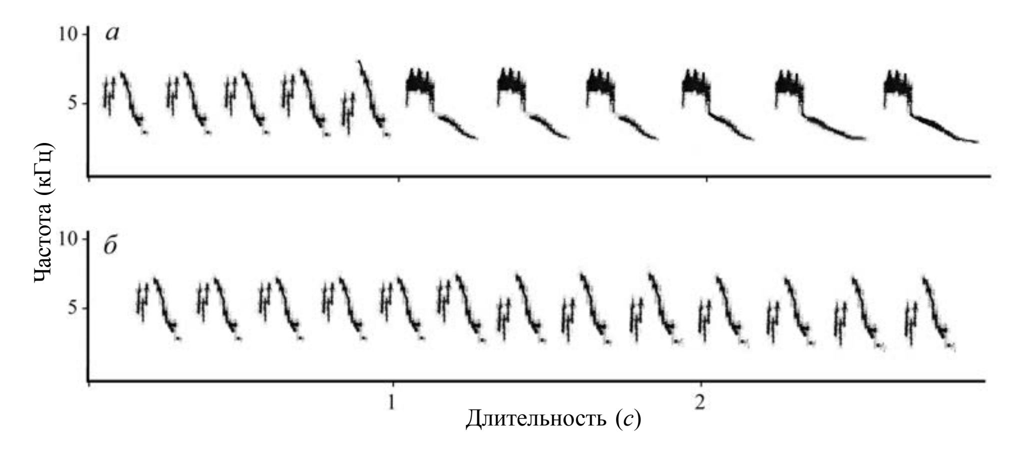


Рис. 8. Две песни самца из Алтайского края, состоящие из двух (*а*) и из одного типа звуков (*б*).

Добавим к сказанному, что манера пения каждого самца устойчиво сохраняет во времени свои индивидуальные особенности. Различия в частоте использования разных категорий нот в трех фрагментах фонограммы фокального самца №3 при попарных их сравнениях оказались статистически значимыми (во всех случаях $p<0.001$, критерий $ч^2$). Впрочем, проведенный анализ (табл. 11) показывает, что частоты нот в этих записях в целом близки, т.е. состав песен этого самца однотипен в разные часы одного и того же дня**.**

К числу индивидуальных особенностей песенного поведения того или иного самца относится, в частности, манера строить значительную часть песен всего лишь из двух серий или даже из одной единственной серии одинаковых нот (рис. 8). Так, 9 песен из 39 (23.1%) самца, записанного в Алтайском крае, состояли из 11–18 идентичных нот (в среднем 13.8 ± 2.05). Порядковые номера этих песен в протоколе: 8–11, 27–29, 34–35. Такой вариант пения служит наиболее яркой иллюстрацией инерционного режима.

Обсуждение

Максимизация разнообразия. Можно видеть, что у изученного вида песня во многом построена на импровизации, характер которой явно предполагает поддержание максимального вокального разнообразия на протяжении всего периода пения (или, по крайней мере, в срединной фазе максимально активного пения). Возникает вопрос, как эта задача может быть эффективно решена при том сравнительно невысоком разнообразии строительных элементов песни, которыми располагает певец? Дело в том, что репертуар нот, из которых строится песня, у каждого данного самца обычно ограничивается 10–12 структурными вариантами (см. также Cramp, 1988). Мы полагаем, что эффект высокого разнообразия песни достигается в данном случае с помощью нескольких приемов. Часть из них используется на коротких временах (при исполнении нескольких последовательных песен), другие – на протяжении достаточно длительного сеанса пения. Первые можно назвать *тактическими* приемами, вторые – *стратегическими*.

Главные тактические приемы наиболее очевидны при анализе тех блоков песен, которые исполняются в инерционном режиме. Это, во-первых, изменение числа нот в сериях (песни типа 1) и, во-вторых, добавление одной или нескольких свистовых нот вслед за 3–4 гомотипическими сериями, состоящими из разных частотно модулированных звуков (песни типа 2). Примером может служить следующая последовательность песен (№№ 13–18 фрагмента III фонограммы фокального самца):

АААААААА-БББББ-ВВВ
АААААААА-БББ-ВВВВ-***Е***
АААААААА-БББББ-***Д***
АААААААА-БББББ-***Д***
АААААААА-БББББ-***ДД***

Даже в тех фрагментах песни, где используется небольшое число типов нот (фазы инерционного пения), эффект разнообразия может быть усилен благодаря способности певца заменять ноты в одной из серий иными, лишь немногим отличающимися от заменяемых своими акустическими характеристиками. Например (песни №№ 37–40 из той же фонограммы):

ААААААА-ББББ-ВВВВ
ААААААА-ББББ-В
АААА-$Б_1Б_1Б_1Б_1$-ВВВВ
ААААААА-$Б_1Б_1Б_1Б_1$-ВВВВ

Важнейший стратегический прием, позволяющий уйти от монотонности и единообразия пения на больших временах,– это периодически наблюдаемый переход от инер-

ционного режима пения к инновационному. При этом самец вводит в песни те элементы репертуара, которые временно не использовались на значительном промежутке времени. Например, после 8 песен (№№ 31–38, фрагмент I фонограммы фокального самца), где в последовательностях серий ААА…–БББ…–ВВВ… меняется лишь число нот (как в примерах 1 и 2), воспроизводятся 2 песни следующего состава:

ААААAA-ББББ-***ЗЗЗЗЗЗЗЗЗ***- ББББ-ВВ- АААА -***ДДДД***-$Б_1Б_1Б_1$

ААААААА-ББББББ-К-***И***- $Б_1Б_1Б_1$-ВВ

Напрашивается мысль, что показанное здесь внезапное переключение с монотонного инерционного режима пения на инновационный, обеспечивающему очевидный эффект новизны, обязан каким-то сдвигам в мотивационном состоянии певца.

В частности, модно было бы предположить, что удлиненная песни типа 3 есть не что иное, как «сумма» двух или более коротких, относительно стереотипных песен типа 1 или 2, воспроизводимых без пауз. Однако, только что приведенные примеры песен такого типа заставляют отвергнуть такое предположение. Действительно, нетрудно видеть, что в песне ААААAA-ББББ-*ЗЗЗЗЗЗЗЗЗ*-ББББ-ВВ-АААА-*ДДДД*-$Б_1Б_1Б_1$ порядок серий, следующих за третьей (состоящей из свистовых нот З) инвертирован по сравнению с 8 предшествующими песнями: вместо используемой в них стандартной конструкции ААА…–БББ…–ВВВ… мы видим здесь последовательность ББББ-ВВ-АААА плюс еще 2 новых серии (ДДДД и $Б_1Б_1Б_1$). Иными словами, всю эту «добавочную» конструкцию надежнее рассматривать как продукт импровизации певца. В этом отношении показательно, что статистический анализ с использованием критерия Фишера не дал ни одного достоверного случая повторений устойчивых пар серий в инновационных фазах последовательных песен.

Гипотетические механизмы самоконтроля над исполнением песни. Некоторые авторы (см., например, Whitney, 1981; Riebel, Slater, 1999) пытаются истолковывать причины подобной смены напевов у птиц в рамках представлений о конкуренции между альтернатвными моторными актами. При этом исходят из очевидного факта, что резко различные напевы есть результат неодинаковой работы мышц сиринкса (относительно общих оснований указанной модели конкуренции см. Houghton, Hartley, 1995).

В то же время представляется бесспорным, что в том приеме, который назван нами эффектом поддержания новизны (Панов и др., 2004), важную роль должны играть некие механизмы памяти. Кажется очевидным, что поющий самец держит под контролем всю последовательность генерируемых звуков, выбирая каждый раз из «запасников памяти» те строительные блоки песни, которые обеспечивают в данный момент эффект наибольшей новизны (с точки зрения потенциального приемника сигналов). Принципиальный вопрос о том, как именно могу работать механизмы памяти у лесного конька и у видов с аналогичной структурой песни, чрезвычайно интересен. Он практически не разработан в литературе и потому заслуживает самого пристального внимания. Нейрофизиологические и психологические механизмы смены мотиваций в момент переключения остаются пока что загадочными.

Песня лесного конька как пример сериального поведения. Если под организацией понимать спектр ограничений, накладываемых на отношения между структурными элементами системы (Эшби, 1966), то песню лесного конька трудно рассматривать в качестве жестко организованной системы, базирующейся на изначально заданной программе.

По таким показателям, как относительная бедность репертуара нот и довольно высокая предсказуемость структуры очередной песни на основе знаний о предыдущей (см. таблицы 8 и 9), последовательности песен лесного конька укладываются в катего-

рию так называемого сериального поведения. Для него характерна ярко выраженная инерционность: стремление животного повторять однотипные действия до тех пор, пока не произойдет смена внутреннего настроя (Непомнящих, 2002).

Этот тип поведения может служить хорошим примером процесса самоорганизации. Для некоторых таких процессов характерна смена относительно устойчивого поведения (например, с предсказуемыми циклическими колебаниями) с периодами неустойчивости, когда поведение меняется непредсказуемо. Первый из этих двух режимов можно отождествить с инерционными фазами в пении лесного конька, а второй – с инновационными. Иными словами, мы приходим к выводу, что песня самцов этого вида птиц представляет собой спонтанный самоорганизующийся процесс, а не механическое развертывание заранее заданной программы.

Заключение

Анализ песенного поведения лесного конька показал, что контроль самца за сложными структурами, порождаемыми в процессе вокализации, невозможен без участия механизмов памяти. К сожалению, к настоящему времени вопрос о роли памяти в песенном поведении видов птиц не выходит за рамки начального построения гипотез, новейший обзор которых содержится в работе Адрет (Adret, 2004). В отношении таких видов, для которых характерен обширный репертуар строительных блоков песни в сочетании с импровизационным типом пения, этот вопрос обсуждался лишь применительно к одному виду – южному соловью (Панов и др. 1978; Todt, Hultsch, 1998). В противоположность лесному коньку, у южного соловья песня гораздо более стереотипна, так что самец периодически повторяет (с небольшими вариациями числа нот в сериях) устойчивые конструкции, заученные в период онтогенеза. С этой точки зрения механизм извлечение из памяти «готовых» песенных конструкций поющим самцом соловья выглядит более или менее объяснимым.

В песне лесного конька гораздо более значим момент импровизации, которая, однако, приводится в действие лишь на определенных отрезках песенного цикла, которые мы называем инновационной фазой (для отдельной песни) и инновационным режимом (для периодов возрастания мотивации). О возрастании уровня мотивации в такие периоды говорит тот факт, что песни инновационного характера часто воспроизводятся в ходе особого демонстративного полета (т.е. повышение песенной и двигательной активности в таких случаях совпадают во времени).

Важный и принципиально новый вывод, следующий из проведенного анализа песен лесного конька, состоит в следующем. Феномен чередования инерционных и инновационных режимов был ранее обнаружен нами при анализе песен другого, неродственного вида – камышовки-барсучка (Панов и др., 2004). Неожиданность состоит в том, что структура песенных конструкций у этого вида и у лесного конька принципиально различны. Вопреки этому обстоятельству, принципы организации песенных рядов у обоих видов оказались во многом сходными. Отсюда следует, что чередование инерционных и инновационных режимов может быть фундаментальным свойством песенного поведения птиц, как процесса, отвечающего общим законам самоорганизации (смена относительно устойчивого поведения с неустойчивыми периодами, когда оно меняется непредсказуемо). Сопоставление принципов организации песенных рядов у лесного конька и у камышовки-барсучка показало, что у первого вида в инерционной фазе изменчивость длины однотипных серий ограничена небольшой положительной корреляцией между ними в последовательных песнях, а у второго – ограничение изменчивости инерционной фазы обязано корреляциям между последовательными однотипными сериями. Кроме того, наблюдается принципиальное сходство в повторении самих серий.

В песенных рядах у обоих видов соблюдается правило временного отказа от уже использованных нот и возвращение к ним через определенный промежуток времени (поддержание эффекта новизны). Вопрос о том, как именно могу работать механизмы памяти у лесного конька и у видов с аналогичной структурой песни, чрезвычайно интересен. Нейрофизиологические и психологические механизмы смены мотиваций в момент переключения остаются пока что загадочными.

Литература

Ильичев В.Д., 1972. Биоакустика птиц. М.: Изд. Московского университета. 286 с.

Непомнящих В.А. 2003. Противоречие между оптимизацией и упорядочнностью в строительном поведении личинок ручейников *Chaetopterix villosa* Fabr. (Limnefilidae: Trichoptera). Журнал общей биологии 64(1): 45-54.

Панов Е.Н., Костина Г.Н., Галиченко М.В. 1978. Организация песни у южного соловья *Luscinia megarhynchos*. Зоол. журн. 57(4): 569-581.

Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С. 2004. Организация песни у камышовки-барсучка, *Acrocephalus schoenobaenus* (Aves: Sylviidae). Зоол. журн. 83(4): 464-479.

Рунион Р. 1982. Справочник по непараметрической статистике. Современный подход. М.: Финансы и статистика, 1982. 198 с.

Эшби У.Р. 1966. Принципы самоорганизации. С. 314-343 в: Принципы самоорганизации. М.: Мир.

Adret P., 2004. In search of the song template. Pp. 303-324 in: Behavioral neurobiology of birdsong. Annals of the New York Acad. Sci. 1016.

Bergmann H.-H., Helb H.-W. 1982. Stimmen der Vцgel Europas. Mьnchen-Wien-Zьrich: BLV Verlag. 416 S.

Catchpole C.K., Slater P.J. 1976. Bird song: biological themes and variations. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 351 p.

Cramp S. (ed.). 1988. The birds of Western Palearctic 5. 1063 p.

Houghton G., Hartley T. 1995. Parallel models of serial behaviour: Lashley revisited. Psyche. V. 2. № 25. http://psyche.cs.monash.edu.au/v2/psyche-2-25-houghton.html

Riebel K., Slater P.J.B. 1999. Song type switching in the chaffinch, *Fringilla coelebs*: timing or counting. Animal Behaviour 57: 655-661.

Shiovitz K.A., 1975. The process of species-specific song recognition by the indigo bunting, *Passerina cyanea*, and its relationship to the organization of avian acoustical behavior. Behaviour 55(1-2): 128-179.

Todt D., Hultsch H. 1998. How songbirds deal with large amount of serial information: retrieval rules suggest a hierarchical song memory. Biol. Cybernetics 79: 487-500.

Whitney C.L. 1981. Pattern of singing in varied thrush: a model of control. Z. Tierpsychol. 57: 141-162.

37. Этология человека: возникновение и перспективы развития[1]

Вероятно, не будет преувеличением сказать, что к числу событий, стимулировавших новый интерес к проблеме «животного начала в человеке», относятся появление в 30-х годах нашего века и стремительный рост этологии – дисциплины, первоначально провозглашенной в качестве пути объективного изучения «врожденного» поведения животных (Tinbergen, 1942). Основатели этологии К. Лоренц и Н. Тинберген, будучи исследователями большого научного кругозора, склонными к тому же к обобщениям широкого философского плана, не могли пройти мимо идеи о возможности перенесения принципов этологии на поведение человека. И хотя усилия этих и ряда других ученых привели к тому, что в середине 70-х годов стало возможным серьезно говорить об «этологии человека», специфика, методология и перспективы этого направления продолжали и продолжают вызывать много споров.

На симпозиуме «Точки роста в этологии», организованном в 1975 г. Кембриджским университетом, один из его участников – П. Медавар (Medawar, 1976) утверждал, что вера в возможности этологии (если не путать ее с психологией) в сфере познания и объяснения поведения человека есть заблуждение, простительное разве что самым ортодоксальным социал-дарвинистам. Прямо противоположную точку зрения высказал Н. Тинберген (Tinbergen, 1976), который взял эпиграфом к своему выступлению следующие слова нобелевского лауреата Б. Кронхольма: «Этология оказала глубокое воздействие на такие дисциплины, как социальная медицина, психиатрия и психосоматическая медицина».

Отсутствие единства взглядов внутри современной «этологии человека» обязано существованию в этой области знаний по крайней мере двух самостоятельных течений, в разной степени приверженных первоначальному варианту этологической теории инстинкта и по-разному оценивающих возможности этой теории в приложении ее к человеку как продукту органической эволюции, с одной стороны, и созданной им самим культуры – с другой.

Обе эти школы объединены интересом к общей для них центральной теме – экспрессивному поведению человека, его роли в качестве средства невербальной коммуникации и значению последней как медиатора социальных взаимодействий. Однако представители одной школы стремятся интерпретировать эти явления преимущественно в понятиях исходно этологических категорий. Представители другой в гораздо большей степени ориентированы на семиотический подход, призванный раскрыть роль культурно обусловленной символизации невербального поведения человека. Чтобы стали ясны глубокие исторические и методологические корни этих противоречий, мы начнем с беглого анализа основных положений этологической теории инстинкта, под знаменем которой этология как самостоятельная дисциплина первоначально появилась на научной сцене.

1. Основные концепции этологии в ранний период ее существования (30-50-е годы)

Хотя в настоящее время предмет этологии можно обозначить как всестороннее изучение структуры, функции и эволюции поведения животных, ее становление как само-

[1] С. 36–54 в кн. А.П. Огурцов и др.: Биология в познании человека. М.: Наука, 1989. Сокращенный вариант. Полную версию см. в сб. Поведение животных и человека. Сходство и различия. Пущино, 1989: 28-62.

стоятельной дисциплины обычно связывают с выдвинутой К. Лоренцом этологической теорией инстинкта. Эта теория имела дело с такими формами поведения, которые в наибольшей степени подчинены генетическому контролю, т.е. приобретены в процессе филогенеза и практически не изменяются в ходе жизни особи под влиянием ее индивидуального опыта. Центральными концепциями ранней, так называемой «классической» этологии были в соответствии со сказанным представления о «фиксированных схемах действий» (fixed action patterns) и о «знаковых стимулах» (sign stimuli). Первая из них обсуждала специфику той категории индивидуального поведения, которая по трудам Ч. Дарвина известна как «выразительные движения» (экспрессивное поведение). Вторая трактовала проблему их использования при взаимодействиях животных друг с другом в качестве коммуникативных средств (невербальная коммуникация; подробнее об этом см.: Панов, 1975: 64).

В качестве исходных моментов концепции фиксированных схем действий, которая является основой этологической теории инстинкта, выделяются следующие свойства генетически детерминированного поведения.

1. Видовая уникальность: в идентичных условиях (например, в контролируемом эксперименте с постоянными внешними параметрами) представители двух разных, даже близких, видов, скорее всего, будут вести себя неодинаково.

2. Отсутствие индивидуально приобретенных элементов: в онтогенезе «врожденное» поведение совершенствуется в результате «созревания» – как орган, а не за счет обучаемости новому.

3. Спонтанность и автоматизм: отсутствие жесткой связи между стимулом и реакцией.

4. Нецеленаправленный характер многих акций, выступающих для наблюдателя в форме иррационального поведения (отсутствие обратной связи с внешним окружением).

Обратимся теперь к другой центральной концепции этологии – к представлениям о «знаковых стимулах». В отличие от понятия «фиксированная схема действий», которое призвано раскрыть механизм реализации наследственно обусловленных движений (в самом широком смысле), понятие «знаковые стимулы» фиксирует внимание на наследственно обусловленном восприятии. Здесь речь идет о той категории внешних раздражителей, которые вызывают у особи биологически адекватную, видоспецифическую реакцию уже при их первом предъявлении, т.е. без всякого предварительного опыта. При этом стимул, действенный для особей того вида, может быть совершенно нейтральным для представителей другого. Кроме того, каждый знаковый стимул отвечает определенному внутреннему настрою индивида и, таким образом, будучи эффективным раздражителем на определенной стадии персонального временного цикла, оказывается безразличным для животного в иное время. В целом эти представления акцентируют внимание на явлении активной избирательности индивида к внешним воздействиям («фильтрация» стимулов воспринимающими сенсорными системами организма).

Особый интерес у этологов традиционно вызывали такие знаковые стимулы, которые используются при взаимном опознавании особей, принадлежащих к одному виду, и в процессах их общения. Это так называемые «социальные релизеры» – от английского release (освобождать). Имеется в виду, что социальный релизер при предъявлении индивиду снимает в его нервной системе блоки, препятствующие реализации специфической энергии действия, и тем самым как бы освобождает дорогу той реакции, которая соответствует данному стимулу. При этом, в соответствии с исходными представлениями классической этологии, данные стимул и реакция комплементарны друг другу наподобие ключа и замка. Отсюда еще одно название для интересующего нас класса раздражителей – ключевые стимулы.

Реакция, следующая в ответ на предъявление социального релизера, согласно этологической теории, представляет собой фиксированную схему действий. В ходе взаи-

модействия двух партнеров происходит нечто вроде диалогового обмена социальными релизерами, которые выступают таким образом в качестве основных элементов видового коммуникативного кода. Важнейшими из этих элементов оказываются так называемые демонстрации. Это особые фиксированные схемы действий (моторных и акустических), обладающие у каждого вида структурой, непредсказуемой на основе всех прочих характеристик вида. Эту «экстравагантность» демонстраций относят за счет того, что именно она делает данный тип акций легко выделяемым из континуального потока сведения и тем самым «разборчивым» (для реципиента) коммуникативным сигналом, обладающим к тому же определенным значением. Здесь этологи видят сходство между демонстрацией и ритуалом в коммуникации человека.

Помимо тех знаковых стимулов, которые можно рассматривать как полностью детерминированные генетически и не требующие для выполнения своих функций никакого индивидуального опыта, существуют и другие, предполагающие существование у реципиента определенной практики общения. Речь идет о так называемом процессе запечатлевания (импринтинга), который имеет место в особый чувствительный период на самых ранних стадиях постнатального онтогенеза. В частности, способность адекватно опознавать полового партнера, принадлежащего к своему виду, формируется, как полагают, именно в такой чувствительный период. Если в это время содержать животное с представителями другого вида, половой импринтинг может быть выработан на подобный неадекватный объект.

Суммируя сказанное по поводу концепции знаковых стимулов, которая лежит в основе этологических представлений о коммуникации животных, отметим следующие основополагающие черты этих взглядов.

1. Генетический детерминизм, приводящий к типологическим представлениям о стандартном характере межиндивидуальных взаимодействий, структура которых в целом автономна от флюктуации во внешнем окружении.

2. Подсознательное, не оговариваемое открыто, но подразумеваемое в терминологии уподобление средств коммуникации у животных семиотическим системам в общении человека: дискретность. сигналов, их якобы знаковый характер (невозможность объяснить структуру сигнала прочими видовыми особенностями создает ощущение его немотивированности в том смысле, как ее понимал Ф. де Соссюр), диалоговый обмен сигналами в ходе взаимодействия, уподобление последнего ритуальному действу и т.д.

3. Процесс эволюции поведения приравнивается к филогенетическим преобразованиям прочих биологических структур (например, морфологических) за счет медленного накопления мельчайших изменений под действием естественного отбора. Идея быстрых преобразований поведения животных путем передачи индивидуального опыта и традиций по череде поколений (т.е. негенетическими каналами) не отвергается, но имеет в классической этологии побочное значение.

4. Подчеркивается важная роль раннего индивидуального опыта в формировании неконтролируемых сознательно в зрелом возрасте форм поведения (идея импринтинга отдаленно перекликается с концепцией бессознательного у З. Фрейда).

Мы умышленно дали здесь самый ранний вариант этологических воззрений. Они в последние десятилетия неоднократно подвергались развернутой критике (речь здесь идет о научных претензиях к этологии, а не о ее критике с идеологических и философских позиций; см.: Lehrman, 1953; Konishi, 1966; Slater, 1974; Purton, 1978) и в ряде важных пунктов оказались существенно модернизированными – во многом за счет влияний со стороны физиологии и таких поведенческих дисциплин, как бихевиоризм и сравнительная психология (Хайнд, 1975). Однако определенная логическая замкнутость этологической теории инстинкта (Панов, 1975: 20) делает это центральное ядро, предложенное К. Лоренцем и частично модифицированное Н. Тинбергеном, достаточно ус-

тойчивым при соприкосновении с иными концептуальными схемами. Именно поэтому еще и сегодня достаточно влиятельной оказывается та уже упоминавшаяся нами школа «консерваторов», которая в своей деятельности руководствуется изложенной здесь первоначальной теорией инстинкта (Институт сравнительного изучения поведения имени Макса Планка в Зеевизене, где работал сам К. Лоренц).

2. О границах применения этологических концепций при изучении поведения человека

Возникнув в период создания синтетической теории эволюции, которая объединила усилия дарвинизма и генетики, этология с первых шагов развивалась как ветвь эволюционной биологии, имея в качестве одного из важнейших своих оснований теорию естественного отбора. По существу, именно этологи впервые попытались показать на большом эмпирическом материале, что эта теория может иметь столь же широкое применение при анализе эволюции поведения, какое ей до этого придавалось в сфере морфологической эволюции.

Основной парадигмой этологии стало представление о том, что многие поведенческие признаки животных преобразуются в ходе филогенеза путем накопления мелких фенотипических изменений, обязанных таким генетическим событиям, как мутации и структурные перестройки внутри генных комплексов, ответственных за данный поведенческий признак. Получив самостоятельную жизнь, эти представления, первоначально выдвинутые для объяснения достаточно четко очерченного, специфического круга явлений (в основном фиксированных схем действий), позже приобрели в руках ряда теоретиков почти универсальное значение. Оказалось возможным говорить в том же плане об эволюции таких поведенческих «признаков», как «альтруизм», «эгоизм», «опознавание родичей», «способность обманывать и выявлять обман» и т.д.

Оставив пока в стороне этот вульгарный генетический детерминизм, обратимся к анализу исходных для него представлений о возможности эволюции поведения путем накопления мелких адаптивных изменений под действием естественного отбора. Хотя этот путь не исключен и подчас вполне правдоподобен в сфере эволюции определенных типов генетически запрограммированного поведения, он едва ли может рассматриваться в качестве сколько-нибудь реального модуса, ответственного за становление сущностных характеристик поведения человека, таких, как умение изготовлять орудия и использовать огонь, способность оперировать символами и т.д. Более того, большие сомнения вызывает продуктивность применения рассматриваемого принципа даже к тем сферам поведения человека, биологическая функция которых на первый взгляд выступает в наиболее явной форме, таких, скажем, как питание и половое поведение.

Между тем, опираясь на факт филогенетического родства человека с другими представителями отряда приматов и на представления о возможности эволюции поведения под действием естественного отбора, многие биологи и некоторые представители гуманитарных наук сочли возможным считать эти два обстоятельства достаточными для подтверждения прямой и плавной преемственности между поведением животных и *Homo sapiens*. Печальным примером такого рода практики в этологии может служить книга Д. Морриса «Голая обезьяна». Недавний рецидив той же натуралистической тенденции был вызван экспериментами А. и Б. Гарднеров, которые обнаружили известные способности к символизации у шимпанзе. Это дало, как полагают некоторые авторы, возможность усомниться в справедливости устоявшегося взгляда об уникальности человека вообще и его языкового поведения в частности (см.: Линден, 1981 и предисловие Е.Н. Панова к этой книге).

Полезность этологии в сфере изучения поведения человека несомненна до тех пор, пока не вступает в силу так называемая «ошибка потенциальности» (Дельгадо, 1971: 43.). Если мы уверены в том, что все функции человеческого организма в конечном итоге определяются работой генов, это еще не значит, что поведение взрослого современного человека или даже двухлетнего ребенка можно сколько-нибудь правдоподобно описать как генетически детерминированное (яркий пример неосознаваемой авторами «ошибки потенциальности» в рассуждениях о поведении человека дает, на наш взгляд, книга: Lumsden, Wilson, 1983: 215). Хотя физически и психически нормальный ребенок обладает всеми потенциями «человека разумного», он едва ли станет таковым в условиях, резко отличных от того культурного окружения, в котором в норме происходит развитие человеческого существа (Scarr, 1983: 191-224). С другой стороны, справедливо рассматривая многие черты поведения новорожденного ребенка как «панмаммальные» (т.е. общие человеку и всем прочим млекопитающим; ibid.: 210), едва ли будет разумно заключить на этой основе об отсутствии качественного перерыва между поведением животных и человека.

Границы применения этологических принципов к анализу человеческого поведения должны естественным образом определяться спецификой предмета этологии человека. С этой точки зрения наиболее перспективный объект – это ребенок в первые месяцы его жизни. Здесь открывается возможность понять, каким образом «видоспецифическое» поведение грудного ребенка под влиянием социальных контактов с матерью и другими членами семьи начинает преобразовываться в поведение осознающего себя индивида. Однако уже на этом этапе культурные воздействия на ребенка настолько сильны, что этологический подход будет недостаточным без корректировки его со стороны психологии развития, социолингвистики и других социальных дисциплин.

Возможности этологии определяются и ведущим ее методом – описанием целостного поведения особи, которое дает ценный материал для выявления его тонкой структуры и временной организации. Через специфику этого метода этология получает широкий доступ и к анализу поведения взрослых членов социума в коммуникативных процессах. Интересной точкой приложения в этой сфере является изучение всевозможных форм сознательно неконтролируемого поведения – например, традиционно обусловленных движений и поз (кинесика), невербальной коммуникации, геометрии социально организованного пространства. И в этой области действительности этология неизбежно должна войти в тесный контакт с социальными науками – этнографией, этносемиотикой, социальной психологией и т.д., поскольку традиционное для этологии стремление выявить генетически запрограммированные, видоспецифические особенности невербальных сигналов (так называемые универсалии) неизбежно сталкивается с большими трудностями разграничения стереотипов врожденных и обусловленных культурой.

3. Вклад этологии в познание поведения человека

Основные концептуальные схемы «классической этологии» в их первоначальном виде имеют сейчас, по мнению большинства авторитетных этологов, в основном чисто исторический интерес. Вместе с тем мы не вправе преуменьшать ту поистине огромную роль, которую эти построения сыграли в свое время, и то несомненное влияние, которое они оказали на формирование наших сегодняшних представлений о самых общих принципах и закономерностях поведения животных в их естественной среде обитания. Не мог пройти даром и огромный опыт этологии в сфере строгого описания, классификации и категоризации поведенческих феноменов.

Ассимиляция бурно развивающейся этологией идей и методов других дисциплин (в первую очередь физиологии и психологии), равно как встречное воздействие этоло-

гии на стиль мышления и методологию пограничных с ней естественных и гуманитарных наук, – все это приводит на рубеже 70-х и 80-х годов к ее слиянию с тем синтетическим комплексом, который все чаще воспринимается и обозначается в качестве единого круга поведенческих и социальных дисциплин. Естественно, что в деятельности ученых, работающих в традициях такого комплексного подхода, зачастую трудно с полным основанием выявить «чисто этологические» мотивы и компоненты. Но мы все же попытаемся сделать это в надежде продемонстрировать реальный вклад этологии в познание человека и одновременно показать перспективность дальнейшего развития истинно научной этологии человека.

Основные направления исследований в этой области мы подразделяем на следующие 5 тем: 1) экспрессивное поведение; 2) поведение ребенка; 3) коммуникации; 4) социальное поведение и социальная организация; 5) реконструкции поведения гоминид на ранних этапах антропогенеза. Условность предлагаемой рубрикации обусловлена тем, что выделенные здесь категории широко перекрываются. Действительно, экспрессивное поведение служит средством невербальной коммуникации, тогда как она, в свою очередь, зачастую регулирует социальные взаимодействия и может служить основой для определенных форм социальной организации; коммуникация между матерью и ребенком средствами экспрессивного поведения представляет собой взаимодействие, выполняющее функцию социализации ребенка; процесс становления человеческого поведения в антропогенезе затрагивает тему как коммуникации, так и социальной организации и т.д. Чтобы хотя бы отчасти преодолеть неизбежное в данном случае неудобство перекрывания выделенных рубрик, мы будем пользоваться перекрестными ссылками.

1. *Экспрессивное поведение.* Первый, весьма внушительный для своего времени обзор этой темы был дан Ч. Дарвином в его труде «О выражении ощущений у человека и животных». В этой книге великий натуралист наметил и все три главных пути исследования данного феномена, а именно: 1) прямые наблюдения, анализ поведения субъектов: 2) изучение депривированных от внешних сенсорных воздействий (слепоглухие дети) и 3) кросс-культурные исследования. Первый метод преследует своей целью каталогизацию репертуара «выразительных движений». Эти каталоги (по существу – этограммы) могут быть использованы в сравнительных исследованиях для выявления гомологии (в частности, в лицевой мимике) между поведенческими актами у человека и прочих млекопитающих. Поскольку, как хорошо понимал Ч. Дарвин, для гомологизации можно использовать лишь наследственно обусловленные акты, их строгое отделение от всех прочих, формирующихся под воздействием культурных влияний, требует контроля. Последний осуществим в наблюдениях над детьми, не имеющими зрительного и акустического контакта со своим окружением и, таким образом, неспособными к имитации поведения окружающих, а также в сопоставлениях форм экспрессивного поведения у представителей разных культурных общностей, не имеющих контакта друг с другом.

Все эти три подхода получили дальнейшее развитие в этологии. В качестве немногих примеров назовем каталог простейших мимических актов и жестов, включающий 136 категорий, из которых 40 описывают различные изменения конфигурации губ и рта (Brannigan, Humpries, 1972), данные о наследственной детерминированности ряда мимических особенностей и комплексов экспрессивного поведения у слепоглухих детей (Eibl-Eibesfeldt, 1973), многочисленные работы того же автора по выявлению общих мимических средств (универсалий) у разных этнических групп, многие из которых еще и сегодня находятся на культурной стадии охотников-собирателей (см., напр.: Eibl-Eibesfeldt, 1972). В сравнительных исследованиях мимики человека и прочих приматов были достаточно убедительно показаны филогенетические истоки улыбки и смеха, бе-

рущих начало в так называемом «молчаливом оскаливании зубов», характерном для шимпанзе и ряда других видов обезьян (van Hooff, 1972).

Исследования ряда авторов (см., напр.: Argyle, 1972) показали, что эмоциональное состояние человека во многих случаях находит явственное выражение в особенностях его позы, которую людям труднее контролировать, чем многие характеристики лицевой мимики. Оказалось также, что анализ репертуара всевозможных форм не контролируемого субъектом поведения может служить важным подспорьем при диагностике психических заболеваний. В частности, в репертуаре «выразительных движений» у шизофреников полностью отсутствует пожимание плечами. Предполагается, что, поскольку у здорового человека этот акт является двигательным эквивалентом вербальных конструкций типа «Кто может знать…», его отсутствие у больных связано с определенными нарушениями языкового поведения (Grant, 1972). Это лишь один пример теснейшей и взаимообусловленной связи между невербальными сигналами и языком, неразрывность которой у человека подчеркивают многие авторы (Argyle, 1972; Leach, 1972).

2. *Поведение ребенка.* Традиционные исследования этологов, многократно предпринимавшиеся в поисках генетически детерминированных форм поведения животных, послужили примером для аналогичной постановки экспериментов с новорожденными детьми. Некоторые полученные при этом результаты помогли разрешить давний спор между психологами-нативистами, считавшими, в частности, что зрительный мир ребенка не отличается от такового взрослого человека, и эмпиристами, которые утверждали, что лишь обучение переводит хаотическое восприятие мира новорожденным в организованное зрительное восприятие более зрелого субъекта.

Как показал Р. Фанц (1974), ребенок в возрасте от 1 до 15 недель хорошо различает структурные особенности предъявляемых ему объектов, причем в это время именно эти особенности, а не форма и цвет предметов являются для него наиболее существенной частью внешних стимулов. При предъявлении грудному ребенку ряда моделей он достоверно чаще фиксирует свой взгляд на схематическом изображении человеческого лица, чем на всех прочих фигурах, будь то диск с концентрическими линиями или одноцветный круг тех же размеров. Сейчас это явление кажется естественным, принимая во внимание первостепенную важность для новорожденного таких «социальных релизеров», как лицо его матери. Однако еще 15 лет тому назад выводы Р. Фанца были бы встречены многими по меньшей мере с недоверием.

Хотя колоссальная роль тесного контакта с матерью для нормального развития ребенка в первые месяцы его жизни кажется самоочевидной, социальные и социализирующие аспекты этих связей до недавнего времени оставались малопонятными. В начале 60-х годов интерес к этой теме был стимулирован известными опытами Г. Харлоу на макаках-резусах: детеныши, росшие с проволочной моделью «матери», впоследствии оказались полностью не приспособленными к жизненно важным взаимодействиям с себе подобными (в частности, на почве полового поведения) – в отличие от детенышей, выращенных «в обществе» таких же проволочных «матерей», но обтянутых бархатистой тканью (Harlow, 1977). В данном случае критическим фактором была признана необходимость телесных контактов с матерью, обеспечивающих детенышу тактильную стимуляцию. Эти выводы, чрезвычайно интересные и важные сами по себе и казавшиеся первоначально достаточными и в применении к человеку, породили нечто вроде модели «материнской стимуляции», имевшей широкое хождение примерно до начала 70-х годов. Но уже в середине прошлого десятилетия Дж. Данн (Dunn, 1976) указала на чересчур общий и упрощенческий характер этой модели. Автор подчеркивает важность детализированного анализа социальных взаимодействий между матерью и ребенком с первых дней рождения последнего. В этих взаимодействиях активная роль принадле-

жит не только матери, но и ребенку, определенным и явным образом модифицирующему ее поведение (как на ранней превербальной стадии, так и в период приобретения ребенком языковых навыков). Другая важная мысль, проводимая в этой статье, касается явления адаптабельности детского поведения, развитие которого характеризуется определенными чертами самоорганизации. Качеству родительского поведения, ориентированного на ребенка, придается более важная роль, чем его «количеству» в категориях затраченного времени.

В ходе такого рода исследований коммуникативного процесса между матерью и ребенком, проводимых в этологических традициях, были выявлены интересные половые различия в поведении детей, касающиеся интенсивности проявления разных форм экспрессивного поведения, степени ориентированности на мать, особенностей реализации внешних впечатлений при рисовании и т.д. (Crook, 1973; Moss, 1974; Willsdon, 1977), а также количественные различия в структуре взаимодействий матерей с их детьми разного пола. По мнению Дж. Крука, в последнем случае мать, пресекая или поощряя те или иные действия ребенка, тем самым уже с первого года его жизни способствует (в значительной степени неосознанно) формированию тех связанных с полом особенностей в поведении нового члена социума, которые диктуются принятыми здесь культурными нормами. Нет нужды говорить о том, какое колоссальное значение имеют такого рода исследования для конструирования адекватных систем раннего воспитания в педагогике. Надо сказать, что многие вопросы здесь еще остаются почти неразработанными – например, значение специфики доязыковых взаимодействий между матерью и ребенком в плане подготовки его к оптимальному усвоению языковых навыков (Wilkinson, 1983).

Из сказанного выше вполне очевидна огромная роль, принадлежащая анализу тонких механизмов невербальной коммуникации между матерью и ребенком в первые месяцы и годы его жизни. Примером продуктивного подхода к этой теме может служить работа Дж. Андерсона (Anderson, 1972), получившего крайне интересные данные по поводу жестовых «предшественников» целенаправленной речевой коммуникации. По мнению автора, эта роль в доязыковом поведении ребенка принадлежит исключительно жесту указания на объект указательным пальцем. Этот сигнал неизменно адресуется матери и имеет внешний референт, т.е. обладает знаковой природой. Для матери данный жест служит признаком окончания предшествующей активности ребенка (например, его перемещений в том или ином направлении). Это облегчает ей контроль за действиями отпрыска и возможность их прогноза. Для ребенка индифферентная реакция матери обозначает отсутствие опасности со стороны объекта, на который он указывает. Тот же жест со стороны матери фиксирует внимание ребенка на ее указательном пальце и сразу же затем на ее глазах, движениями которых мать указывает ребенку, куда ему следует идти в. следующий момент.

Важно заметить, что описанный указательный жест отсутствует у наших ближайших родичей – шимпанзе (Menzel, 1971), т.е. является чисто человеческим. В этой связи вспомним, что указание на объект служит в процессе обучения языку простейшим эквивалентом его «называния». Следующий шаг – присвоение объекту словесного знака, которое нередко сопровождает указующий жест (Брунер, 1977: 348).

3. *Коммуникация.* Уже предыдущий пример прекрасно иллюстрирует всю важность невербального компонента в общении людей. О том же свидетельствуют уже самые поверхностные наблюдения, доступные каждому из нас. Если даже оставить в стороне просодические (например, движения головы и сокращения лицевых мышц в такт речи) и паралингвистические (жестикуляция в момент разговора) составляющие речевого поведения, остается целый ряд других поведенческих категорий, обеспечивающих передачу важной информации («экстраинформации», по выражению М. Эргайла) как меж-

ду непосредственными участниками взаимодействия, так и в адрес наблюдателя, заинтересованного данным актом общения и намеревающегося использовать полученные сведения для планирования собственных действий.

В числе таких категорий М. Эргайл (Argyle, 1972) называет, в частности, два пространственных показателя – расстояние между собеседниками (proximity) и их ориентацию по отношению друг к другу, а также специфику обмена взглядами. Так, при разговоре симпатизирующих друг другу людей дистанция между ними невелика (при прочих равных), возможен кратковременный телесный контакт (прикосновение рукой), головы повернуты таким образом, чтобы видеть лицо собеседника. Глаза периодически встречаются, а общее время, на протяжении которого взгляд обращен к лицу партнера, занимает до 75% всего времени взаимодействия. Разговор между лицами, не испытывающими симпатии друг к другу, характеризуется прямо противоположными признаками. Вместе с тем эта общая схема может существенно модифицироваться культурными влияниями (см.: Панов, 1983). В этом плане особенно интересна специфика тех культурных и психологических норм, которые определяют дистанцию между участниками акта общения, поскольку здесь мы имеем простейшую форму организации и «геометрии» социального пространства (см.: Степанов, 1971).

Важность неконтролируемых невербальных сигналов для выявления собеседниками эмоционального контекста общения показана в интересных экспериментах Э. Гесса (Hess, 1977). Он пришел к выводу, что расширенные зрачки воспринимаются взрослыми людьми в качестве признака, ассоциирующегося с такими качествами, как привлекательность, отзывчивость, хорошее настроение, а суженные – с холодностью, недружелюбием, эгоистическими тенденциями. Испытуемые обоего пола в возрасте свыше 18 лет дорисовывали на шаблоне, изображающем улыбающееся лицо, большие зрачки, а на изображении печального лица – маленькие. Поскольку дети в обоих случаях рисовали зрачки одинакового размера, есть основание заключить, что дифференцирования реакция на разную величину зрачков приобретается или совершенствуется за счет индивидуального опыта.

Вся важность способности людей контролировать свое невербальное поведение едва ли подлежит сомнению. Мы не говорим о тех формах экспрессивного поведения, которые эксплицитно или имплицитно «табуируются» обществом. Способность к самоконтролю и несомненно связанное с ней умение распознавать значение эфемерных невербальных сигналов, поступающих от собеседника, могут быть, по всей видимости, сознательно развиты индивидом. Все это обусловливает высокую индивидуальную изменчивость людей в отношении этих качеств.

Вклад этологии в наши познания о коммуникации у человека не исчерпывается одним лишь аспектом невербального общения. Вспомним, например, следующие слова известного лингвиста Ч. Хоккета: «Предположение, что мы можем больше узнать о человеческом языке, изучая коммуникативные системы животных, на первый взгляд может показаться странным, но и минутного размышления достаточно, чтобы понять, что установить сущность данного предмета можно лишь в том случае, если мы знаем также, чем он не является» (Хоккет, 1970). Именно противопоставление языка способам общения животных позволило Ч. Хоккету составить перечень ряда признаков, общих всем человеческим языкам (почему они и названы универсалиями) и отличающих их от систем сигнализации и коммуникации у животных: таковы дискретность, семантичность, произвольность, перемещаемость и т.д. Эта тема неоднократно затрагивалась и профессиональными этологами (Thorpe, 1972; Tavolga, 1974), которые, таким образом, также внесли свой вклад в представления об уникальности человеческого языка, как способа символического описания реальности и как наиболее эффективного средства передачи информации.

4. *Социальное поведение и социальная организация.* Тема социального поведения была уже частично затронута в пунктах 2 и 3. Кажется несомненным, что этологические методы «полевого» наблюдения позволяют раскрыть тонкие и нетривиальные аспекты социальных взаимодействий – например, механизмы, обеспечивающие согласованность действий партнеров в сложно структурированных ритуальных действиях (Pitcairn, Schleidt, 1976).

Одну из задач изучения принципов организации социально значимого пространства этологи видят в том, чтобы получить данные, которые могли бы быть использованы для реконструкции ранних этапов антропогенеза (см. ниже, пункт 5). Методы такого рода исследований на первый взгляд кажутся близкими к таковым в этнографии, однако в отличие от последних больше внимания уделяется индивидуальному поведению носителей той или иной социальной роли и реализации его в социальных взаимодействиях разного типа. В сфере интерпретации этих данных интересы этологов близко примыкают к вопросам, стоящим перед экологической антропологией. Важное место в исследованиях этого направления занимают понятия индивидуальной дистанции и групповой территории.

Чтобы проиллюстрировать сущность этого подхода, рассмотрим данные Heinz по поводу пространственной организации социума у бушменов. Элементарной ячейкой у этой народности является или нуклеарная, или расширенная семья (extended family). Несколько таких семей объединены в сообщество (band), все члены которого охотятся или занимаются собирательством в пределах участка местности, обозначаемого автором в качестве «территории». Внутри поселения такого сообщества жилища отдельных семей разделены расстояниями, исключающими возможность хорошей слышимости. В момент посещения данного сообщества членами другого последние устраиваются на временное жительство вблизи поселения хозяев, но на расстоянии, значительно большем, чем дистанция между жилищами семей данного сообщества. Сообщество представляет собой достаточно замкнутое объединение, хотя и связанное родственными узами с рядом других. Все они образуют группировку следующего уровня иерархии (nexus), охотничья территория которой включает в себя все территории входящих в нее сообществ. Какие-либо постоянные связи между такими группировками высшего уровня отсутствуют, т.е. они представляют собой полностью закрытые эндогамные объединения.

Автор этой работы определяет «территорию» в терминах этологической концепции территориальности – как «простейшую форму нетерпимости на почве пространственных запретов, которая проявляется со стороны животного по отношению к другим особям того же вида». Можно согласиться в том, что понятие территории в данном случае удобно как лаконичный описательный термин, однако речь идет о достаточно отдаленной аналогии. У !ко бушменов индивид, попытавшийся охотиться на территории другого сообщества, может дорого поплатиться за это, но лишь в том случае, если он заранее не испросил согласия ее владельцев. Вместе с тем последняя возможность совершенно исключена, если речь идет о территории сообщества, относящегося к другому объединению (нексусу), неродственному данному. Иными словами, «территориальность» у бушменов основана на традициях и регулируются средствами вербального поведения. В основе регламентированного использования пространства лежит сложнейший комплекс культурных и этических правил, а также прекрасное знание экологической обстановки с учетом наличных ресурсов питания и долговременного прогноза их изменений. Таким образом, «охрана» охотничьего участка имеет в данном случае весьма мало общего с территориальным поведением животных, в основе которого лежат чисто импульсные формы взаимной агрессивности.

Принципиально иная форма «территориальности», наблюдается у психически неполноценных лиц при их совместном пребывании в лечебных учреждениях, приписы-

вается дисфункциям вербального поведения и общему обеднению внешней среды. В этих условиях нередко формируются также социальные структуры типа жесткой линейной или пирамидной иерархии (Argyle, 1972).

Реконструкции поведения гоминид на ранних этапах антропогенеза. Вопрос о том, каков был экологический и социальный облик ранних гоминид в период постепенного формирования физического облика современного человека (т. е. с конца плиоцена и на протяжении большей части плейстоцена),– это сейчас одна из центральных тем не только антропологии, но и всего содружества наук о человеке. Данные археологии дают надежные основания для предположения, что экологической формой существования пралюдей и формирующегося человека были охота и собирательство (Isaak, 1978). Что касается способов социальной организации и превалирующих форм половых отношений в предыстории человека, то здесь до самого недавнего времени все относилось к области самых вольных предположений. К числу основных вопросов, которые широко дискутировались в это время и продолжают дискутироваться по сей день, относятся, в частности, следующие:

1) были ли пралюди организованы в открытые коллективы, или же они жили замкнутыми группировками, практикующими жесткую территориальность;

2) соответственно строились ли отношения соседних групп на дружелюбии и нейтралитете (включая сюда символический дележ продуктами питания при встречах друг с другом), или же в основе межгрупповых отношений лежала неприкрытая агрессивность;

3) насколько поздним приобретением была регламентированная форма семьи (будь то полигиния или моногамия) и как произошел переход к ней от промискуитетных половых отношений.

Интенсификация этологических исследований на приматах (в частности, на человекообразных обезьянах), имевшая место в последние два десятилетия, и одновременное усиление интереса к изучению образа жизни этнических групп, до сих пор ведущих существование охотников и собирателей,– все это позволило формулировать более правдоподобные гипотезы об этологическом и социальном облике ранних гоминид.

Сегодня уже явным анахронизмом звучит, например, следующее заявление: «(предчеловеческое) стадо должно было представлять собой, за исключением лишь времени обороны от хищников и коллективной охоты, арену постоянных драк и стычек между самцами» (Семенов, 1966). Мрачная, кошмарная картина жизни предчеловека, как ее рисует этот автор, – с ее «непрерывными, непрекращающимися драками», «бесконечными кровавыми конфликтами» самцов из-за самок, со стремлением самцов-обладателей «гаремных семей» к дальнейшему увеличению своих «гаремов» – все это не находит ни малейших аналогий ни в социальной структуре человекообразных обезьян (горилл и наших ближайших родственников – шимпанзе; см., напр.: Schaller, 1963; Лавик-Гудолл Ван, 1974), ни в обширных данных по образу жизни современных охотников-собирателей, обобщенных, в частности, в сборнике «Человек-охотник» (Man the hunter, 1968). Все это дает основания весьма скептически отнестись к идее, восходящей к популярной книге К. Лоренца «Об агрессии», что присущая современному человеку «врожденная» агрессивность была одним из важных движущих стимулов развития человечества (развернутую критику этих представлений см.: Montagu, 1974).

По-видимому, нет особых оснований отрицать важное значение обширных данных по этологической структуре популяций у шимпанзе для интересующей нас темы, а также правомочность экстраполяции этих сведений в область предыстории человечества (см., напр.: Zililman, Lovsenstein, 1983). В связи с этим достаточно правдоподобной зву-

чит гипотеза, что ранние гоминиды жили небольшими группами – не более нескольких десятков особей, периодически расщеплявшимися на более мелкие подгруппы. Никаких «гаремных семей» у них не было, а отношения полов строились на основе промискуитета, не включавшего в себя не только острой конкуренции, но и вообще каких-либо выраженных признаков антагонизма между самцами (Алексеева, 1977).

Устойчивая форма семьи с регламентированными персональными связями возникла лишь на сравнительно высокой стадии формирования культуры и была первоначально, как мы полагаем, полигинной.

Гораздо больше противоречий вызывает до сих пор вопрос в том, были ли вышеописанные группировки закрытыми и территориальными или открытыми для свободного обмена своими членами (см.: King, 1976). В трактовке этологической структуры популяций шимпанзе долгое время господствовала мысль об открытости демов. Однако в последние годы появляются немногочисленные данные, свидетельствующие о возможности смертельных исходов при заходах самцов на территорию соседнего дема. Гориллы живут в целом замкнутыми группами, но не практикуют истинной территориальности; при встрече двух групп самцы-лидеры демонстрируют друг другу ритуализованные формы угрозы, которые никогда не переходят в открытые конфликты.

Много разногласий вызывает вопрос о том, в какой степени правомерно использовать для реконструкции социально-этологического облика ранних гоминид данные по современным охотникам-собирателям. Например, К. Леви-Стросс (Levi-Strauss, 1968) считает, что здесь близкие аналогии (и тем более гомологии) неправомерны, поскольку социальная организация современных охотников-собирателей должна быть гораздо ближе к таковой в развитых цивилизациях, чем к организации в популяциях ранних гоминид. Кроме того, как указывает Дж. Кларк (Clark, 1968), какие-либо сопоставления крайне затруднены тем, что существующие данные по современным охотничьим народам, собранные воедино, демонстрируют высокую изменчивость их социальных структур и отсутствие какого-либо общего структурного принципа. Если, скажем, для !ко бушменов из Южной Африки характерны полностью или частично замкнутые группировки с закрепленными за ними охотничьими участками («территориями» – см. выше), то совершенно иная картина наблюдается у бушменов хадза из Танзании: здесь группировки полностью открыты, отличаются весьма непостоянным составом и численностью их членов и, естественно, не практикуют ничего похожего на территориальность (Woodburn, 1968).

***

Этология человека предстает сегодня перед нами как междисциплинарный комплекс, под эгидой которого сходятся и тесно переплетаются пути развития собственно этологии, психологии развития, социальной психологии, психолингвистики, семиотики, этнографии, антропологии и эволюционного учения. Можно ли сказать, что этология человека попросту дублирует деятельность всех этих дисциплин? Вероятно, нет, поскольку она сохраняет за собой вполне специфичную сферу компетенции, будучи ориентированной прежде всего на всестороннее изучение филогенеза, онтогенеза, культурной обусловленности и социальных функций экспрессивного поведения и невербальной коммуникации. В этом смысле, следуя Ю.С. Степанову, который рассматривает классическую этологию в качестве важнейшей составной части «биосемиотики» (Степанов, 1971), этологию человека можно было бы обозначить как область знаний, призванную объединить предмет био- и этносемиотики.

Хотя исходные теоретические построения классической этологии оказались совершенно недостаточными в качестве концептуальной основы этологии человека, после-

дняя отнюдь не потеряла органической связи со своей предшественницей, с которой ее связывает не только название, но также общий для них стиль мышления квалифицированного полевого зоолога и биолога-эволюциониста, не говоря уже о целом ряде важнейших исследовательских приемов. В частности, сравнительно-эволюционный подход продолжает сохранять свою силу и в этологии человека – при том, разумеется, условии, если пользоваться им достаточно осторожно, не забывая об уникальной биосоциальной природе человека и об опасности ловушек поверхностных аналогий в сфере филогенетических построений. Вместе с тем метод аналогий, применяемый по принципу от противного, дает, как мы видели, возможность лучше понять сущностные характеристики чисто человеческих форм поведения (таких, в частности, как язык) в их научном сопоставлении с внешне сходными, но принципиально иными в своей основе формами поведения животных.

Литература

Алексеева Л.В. 1977. Полицикличность размножения у приматов и антропогенез. М.: Наука. 175 с.

Брунер Дж. 1977. Психология познания. М.: Прогресс. 412 с.

Дельгадо Х. 1971. Мозг и сознание. М.: Мир. 264 с.

Лавик-Гудолл Дж. ван. 1974. В тени человека. М.: Мир. 207 с.

Линден Ю. 1981. Обезьяны, человек и язык. М.: Мир. 272 с.

Панов Е.Н. [1983] 2011. Знаки, символы, языки. М.: 495 с.

Панов Е.Н. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных. С. 5-70 в: Проблемы этологии наземных позвоночных. (Итоги науки и техники. Сер. Зоол. позвоночных 12). М.: ВИНИТИ.

Панов Е.Н. 1975. Этология – ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М.: Знание. 64 с.

Семенов Ю.И. 1966. Как возникло человечество. М.: Наука. 672 с.

Степанов Ю.С. 1971. Семиотика. М.: Наука. 167 с.

Фанц Р. 1974. Восприятие формы. С. 338-350 в: Восприятие. Механизмы и модели. М.: Мир.

Хайнд Р. 1975. Поведение животных: Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир. 855 с.

Хоккет Ч. 1970. Проблема языковых универсалий. С. 45-47 в: Новое в лингвистике. 5. М.: Прогресс.

Anderson J.W. 1972. Attachment behaviour out of doors. Pp. 199-209 in: Ethological studies of child behaviour. Cambr.

Argyle M. 1972. Communication in human social interaction. Pp. 243-269 in: Non-verbal communication. N.Y.- Lnd.

Brannigan C.R., Humpries D.A. 1972. Human non-verbal behaviour, a means of communication. Pp. 37-64 in: Ethological study of child behaviour. Cambr.

Clark J.D. 1968. Studies of hunter-gatherers as an aid to the interpretation of prehistoric societies. Pp. 276-280 in: Man the hunter. Chicago.

Crook J.H. 1973. Darwinism and sexual politics of primates. Soc. sci. inform. 12(3): 7-28.

Dunn J. 1976. How far do early differences in mother-child relationships affect later development. Pp. 481-496 in: Growing points in ethology. Cambr.

Eibl-Eibesfeldt I. 1972. Similarities and differences between cultures in expressive movements. Pp. 297-314 in: Non-verbal communication. N.Y.- Lnd.

Eibl-Eibesfeldt I. 1973.The expressive behaviour of deaf-and-blind-born. Pp. 163-194 in: Social communication and movement N.Y.- Lnd.

Grant E.C. 1972. Non-verbal communication in the mentally ill. Pp. 349-372 in: Non-verbal communication. N.Y.- Lnd.

Harlow H.F. 1977. The development of affectional patterns in infant monkeys. Pp. 75-88 in: Determinants of infant behaviour. N.Y.

Heinz H.J. 1972. Territoriality among Bushmen in general and the !ko in particular. Anthropos 67(3-4): 405-416.
Hess E.H. 1977.The role of pupil size in communication. Pp. 350-362 in: Reading about the social animal. S. Fr.,
Hooff J.A.R.A.M. van. 1972. A comparative approach to the phylogeny of laughter and smiling. Pp. 209-242. in: Non-verbal communication. N.Y.- Lnd.
Isaak G.L. 1978. The archaeological evidence for the activity of early African hominids. Pp. 220-247 in: Early hominids of Africa. L.
King G.E. 1976.Society and territory in human evolution. J. of Human Evolution 5(4): 323-332.
Konishi M. 1966. The attributes of instinct. Behaviour 27(3-4): 316-328.
Leach E. 1972. The influence of cultural context on non-verbal communication in man. Pp. 315-347 in: Non-verbal communication. N.Y.- Lnd.
Lee R.B., DeVore I. (eds) 1968. Man the hunter. Chicago.
Lehrman D.S. 1953. A critique of Konrad Lorenz theory of instinctive behavior. Quart. Rev. Biol. 28(4): 337-363.
Levi-Strauss C. 1968. The concept of primitiveness. Pp. 349-352 in: Man the hunter. Chicago.
Lumsden Ch.J., Wilson E.O. 1983. Promethean fire. Reflections on the origin of mind. Cambr.- Lnd.: Harvard Univ. Press. 216 p.
Medawar P.B. 1976. Does ethology throw any light on human behaviour. Pp. 497-506 in: Growing points in ethology. Cambr.
Menzel E.W., Jr. 1971. Communication about environment in a group of young chimpanzees. Folia primatologica 15(3/4): 220-232.
Montagu A. 1974. Aggression and the evolution of man. Pp. 1-32 in: The neuropsychology of aggression. Advances in behavioral biology 12. N.Y.- Lnd.
Moss H.A. 1974. Communication in mother-infant interaction. Pp. 171-192 in: Non-verbal communication 1 (Advances in study of communication and affect). N.Y.- Lnd.
Pitcairn T.K., Schleidt M. 1976. Dance and decision: an analysis of a courtship dance of the Medlpa, New Guinea. Behavior 58(3-4): 298-316.
Purton A.C. 1978. Ethological categories of behaviour and some consequences of their conflation. Anim. Behav. 26: 633-670.
Schaller G.B. 1963. The mountain gorilla. Ecology and behaviour. Chicago. 431 p.
Slater P.J B. 1974. A reassessment of ethology. P. 89-113 in: Biol. of Brains. Indianapolis.
Tavolga W.N. 1974. Application of the concept of levels of organization to the study of animal communication. Pp. 51-76 in: Non-verbal communication 1 (Advances in study of communication and affect). N.Y.- Lnd.
Thorpe W.H. 1972. The comparison of vocal communication in animal and man. Pp. 27-48 in: Non-verbal communication. N.Y.- Lnd.
Tinbergen N. 1942. An objectivistic study of the innate behaviour of animals. Bibl. Biotheor. 1-2: 39-98.
Tinbergen N. 1976. Ethology in a changing world. Pp. 507-529 in: Growing points in ethology. Cambr.
Wilkinson L.C. 1983. Social intelligence and development of communicative competence. Pp. 305-326 in: Origins of intelligence. Infancy and early childhood. N.Y.- Lnd.
Willsdon J.A. 1977. A discussion of some sex differences in a study of human figure drawings by children aged four-and-a-half to seven-and-a-half years. Pp. 61-70 in: The child's representation of the world. N.Y.- Lnd.
Woodburn S. 1968. Stability and flexibility in Hadza residental groupings. Pp. 103-110 in: Man the hunter (eds. R.B. Lee, I. DeVore). Chicago.
Zililman A.L., Lovsenstein J.M. 1983. *Ramapithecus* and *Pan* p*aniscus* – significance for human origins. Pp. 677-695 in: New interpretations of ape and human origins. N.Y.- Lnd.

38. Эволюция социальной организации[1]

Подобно особям всех тех видов животных, которым в большей или меньшей степени свойственен групповой образ жизни, человеческий индивид уже в момент рождения оказывается членом некоего социума, организованного в соответствии с определенными правилами общежития. Сильно упрощая картину, можно сказать, что у животных эти правила диктуются по преимуществу эволюционно выработанными программами внутривидового общения, у человека – специфическими для данного этноса культурными традициями. Тот социальный организм, в ткань существования которого вплетена жизнь каждого из нас от рождения и до смертного часа, мы привыкли называть обществом. Будучи в этом значении кирпичиком нашего повседневного языка, слово «общество» в науках о человеке выступает в качестве специального термина, становясь одним из основополагающих понятий философии и социологии.

Ниже термином «общество» мы обозначаем некий тип социальной организации, который сложился на почве определенной культуры и, однажды сформировавшись, сам поддерживает существование последней и ее развитие.

Бесспорно, что способ социальной организации, практикуемый в том или ином человеческом обществе, в огромной степени определен экологическими условиями конкретной природной среды, которую людям приходится осваивать в своих жизненных интересах. Однако тот факт, что в одних и тех же природных условиях могут существовать общества с принципиально разным социальным устройством, указывает на громадную роль традиций, т.е. духовного начала, в качестве причин своеобразия данной системы социальных отношений. Поскольку мир традиций каждого этноса неповторим, ибо формирование его в истории народа в принципе неподвластно закономерностям логики, было бы по меньшей мере наивным само предположение о возможности существования некоего универсального типа человеческого общества. Все, что известно сейчас об истории человеческих взаимоотношений на нашей планете, свидетельствует о поразительной неравномерности эволюции человеческих обществ – происходило ли дело в Евразии, в Новом Свете или на Африканском континенте.

Разнообразие обществ и их классификация

При всем колоссальном разнообразии этнических культур и соответствующих им способов социальной организации многие варианты общественного устройства различаются лишь в частных деталях, что позволяет объединять принципиально сходные варианты социальных структур в некие сборные группы (или классы) и уже эти последние сравнивать между собой. Подобная процедура классификации обществ – дело далеко не простое, так что неудивительно, что разные исследователи зачастую руководствуются в этой работе разными принципами и подходами.

Наиболее распространен принцип классификации, где в ее основу кладут такое свойство общества, как степень развития власти одних его членов над другими. При таком подходе на одном полюсе сосредоточиваются общества, в которых властные структуры и функции сведены до минимума или вообще отсутствуют. Это так называемые анархические, или эгалитарные общества (от французского слова *egalite* – «равенство»). На другом полюсе мы обнаруживаем всевозможные варианты тоталитарных обществ с деспотической системой управления авторитарной личности (диктатора) и бюрократического меньшинства над основной массой населения. В последнем случае перед нами дове-

---

[1] Экология и жизнь 2008 5(78) :4-11. Сокращенный вариант главы 13 (На острие социальной эволюции: Я – Мы – Они) в книге Индивидуальное – коллективное – социальное в природе и в обществе: Бегство от одиночества. (изд. 2). URSS, 2011. 640 с.

денный до логического конца принцип государственного устройства как аппарата насилия правящей верхушки над ущемленным в своих правах большинством. Между этими двумя полюсами располагаются всевозможные варианты обществ догосударственного типа – с незрелыми механизмами централизованной власти и с умеренно выраженным социальным неравенством, а также государства, основанные на принципах демократии и парламентаризма.

Другой способ классификации обществ подчеркивает различия в их основных структурных особенностях. При таком подходе можно выделить три типа обществ: сегментарные, стратификационные и синтетические. Что это такое? Сегментарное общество по своему строению может быть уподоблено так называемым модулярным организмам, которые построены как бы на многократном «повторении» подобных друг другу частей (модулей), выполняющих аналогичные жизненные функции.

Типичный пример общества этого типа дает социальная организация южноамериканских индейцев намбиквара, обитающих в сухой кустарниковой саванне (так называемой бруссе) юго-западной Бразилии. Эти индейцы не носят никакой одежды, если не считать тонкой нити самодельного бисера, опоясывающей талию женщин. Мужчины порой прикрывают половые органы соломенным тампоном, но не пользуются так называемым половым чехлом, который служит непременной частью мужского «гардероба» у большинства индейских этносов Бразилии, как и во многих других примитивных культурах мира. Отсутствие одежды компенсируется разнообразными бусами и браслетами (из панциря броненосца, соломы, хлопковых волокон, и т.д.), причем украшения мужчин зачастую выглядят более изысканно и празднично, нежели у представительниц прекрасного пола. В начале нашего столетия численность намбиквара составляла около 20 тыс. человек. В середине 1960-х, согласно данным Всемирной организации здравоохранения, намбиквара оказались в числе вымирающих народов – наряду с полутора-двумя десятками других этносов, обитающих в зоне тропических лесов Южной Америки, Африки и Юго-Восточной Азии.

Стратификационные общества получили свое название от латинского *stratum* (буквально – «слой»). Общество этого типа проще всего представить себе в виде слоеного пирога, так что всевозможные взаимодействия между слоями (стратами) организованы скорее по вертикали, чем по горизонтали. Пожалуй, самыми своеобразными из них, где принцип «слоеного пирога» выражен наиболее ярко, оказываются общества, подразделенные на касты. Браки между мужчиной и женщиной из разных каст запрещены как традициями, так и законом, если, разумеется, в стране существует юридическое право. Они возможны только внутри данной касты, поэтому потомок той или иной супружеской пары неизбежно появится на свет, уже будучи членом касты, к которой принадлежат его родители. Прекрасным примером религии, которая породила весьма причудливую кастовую систему, ставшую основой всей социальной организации многих народов Южной Азии, может служить индуизм. В верованиях индуистов до логического конца доведено противопоставление понятий «чистота» – «нечистота», которые испокон веков были основополагающими практически во всех архаических культурах. Мощным источником нечистоты индуисты считают всякое насилие – и не только над людьми, но также над животными, растениями и над матерью-землей. Именно поэтому люди духовного звания ни под каким видом не должны заниматься землепашеством (при котором наносятся раны земле), а профессии мясника, забивающего скот, и маслобоя, отнимающего жизнь у семян растений, относятся к числу «нечистых». Все это создает в среде народов, исповедующих индуизм, совершенно особую психологическую обстановку страха перед неверным шагом, грозящим соприкосновением со скверной.

Несколько слов о том, как выработанная индуизмом система стратификации функционирует в многонациональном государстве, где разные этносы резко отличаются друг

от друга фундаментальными особенностями своей социальной организации и материальной культуры. Таково, в частности, королевство Непал, существующее с 1951 г. по законам конституционной монархии. С точки зрения рядового члена открытого демократического общества система каст скорее всего будет выглядеть странным и даже отталкивающим анахронизмом. Однако знаток жизни Непала французский этнограф М. Габорио придерживается иного мнения, подчеркивая ее структурно-организующую функцию. «Кастовая система,– пишет он,– благодаря иерархическому построению и разделению труда способствует интеграции многочисленных народностей Непала в единое общество и единую экономическую структуру и, несмотря на то что она была отменена на бумаге в 1963 г., продолжает оставаться одним из важнейших факторов национальной интеграции».

Коль скоро два рассмотренных варианта классификации обществ ставят во главу угла разные критерии, эти классификации не исключают друг друга, что позволяет комбинировать предлагаемые ими категории. Так, общества сегментарного типа чаще всего оказываются одновременно и анархическими, а государственное устройство в его наиболее развитых формах свойственно синтетическим индустриальным обществам. Впрочем, комбинации признаков, предоставляемых обоими вариантами классификаций, могут быть самыми различными и подчас весьма причудливыми. Так, в королевстве Непал с централизованной государственной властью господствует кастовая система (типичный вариант стратификационного общества), в которую вовлечены в качестве ее краевых элементов этносы охотников-собирателей, чья социальная организация сохраняет все черты анархического сегментарного общества.

Синтетическим я называю нынешнее индустриальное общество, в котором все функциональные подсистемы, выполняющие его нужды (политика, хозяйство, наука, религия, воспитание и т.д.), сливаются в единый сложнейший механизм, порабощающий по существу своей неумолимой мощью обслуживающие его человеческие массы. На наших глазах происходит и следующий шаг – слияние подобных индустриальных обществ в единое, глобальное, мировое общество, которое при соприкосновении с обществами сегментарного и стратификационного типов быстро разрушает их, походя вовлекая все новые и новые этносы в безумный бег «современного массового общества».

Индустриальное массовое общество

Поговорим о главных особенностях тех обществ, в которых живет человек нового времени и которые в своем развитии устремлены в будущее. Общества этого третьего типа можно назвать индустриальными, если рассматривать промышленность в качестве того основного способа производства материальных ценностей, которое так или иначе определяет лицо всей их экономики. Если же поставить во главу угла всю ту сумму социально-психологических феноменов, которая охватывается понятием «человеческий фактор», то эти общества нового типа точнее всего могут быть названы массовыми обществами.

Хорошо известно, что становление и дальнейшее развитие индустрии повлекло за собой во всем мире мощный поток переселения людей из сельской местности в городские промышленные центры. Этот процесс, ощутимо приблизивший крушение многочисленных сегментарных обществ, положил начало быстрому росту разнородных внутри себя скоплений людей, неподвластных каким-либо традиционным, устоявшимся правилам общежития. Вот как описывает эту ситуацию автор книги «Век толп», известный французский специалист по социальной психологии С. Московичи: «Вырванные из родных мест, из своей почвы люди, собранные в нестабильные городские конгломераты, становились массой. С переходом от традиции к модернизму на рынок выбрасывается

множество анонимных индивидов, социальных атомов, лишенных связи между собой».

Понятно, что, став экономической опорой общества, города превратились одновременно и в центры политической жизни, средоточие власти правителей и законодателей, своего рода диспетчерские пункты, держащие под неусыпным контролем все, что происходит в сельской периферии. Высокая концентрация населения в крупном городе делает его очагом всяческих инноваций. По словам французского социолога Э. Дюркгейма, именно здесь «…вырабатываются идеи, моды, нравы, новые потребности, которые затем распространяются на остальную часть страны».

Вместе с тем в городах быстрее всего разрушаются прежние устойчивые традиции, уступая место непостоянной массовой культуре, пребывающей в непрерывном бурном коловращении. Столь мощное и неоспоримое влияние городов-мегаполисов на все стороны жизни современного общества позволяет обозначить последние как урбанизированные общества.

Разумеется, города возникали там и тут на протяжении всей истории человечества. Вспомним, к примеру, Иерусалим, Трою, Афины и Рим, города-государства средневековой Италии. Городские цивилизации рождались не только в Средиземноморье – этой колыбели современной европейской культуры, но и далеко за его пределами, даже в экваториальной Африке и в Мезоамерике, где ныне древние города лежат в руинах как свидетельство инженерных талантов давно ушедших поколений. Однако города эти были смехотворно малы по сравнению с современными мегаполисами, до начала эры индустриализации неизменно оставались крохотными островками комфорта и роскоши на обширных территориях, обитатели которых добывали пропитание охотой, земледелием или скотоводством.

Сегодня даже трудно себе представить, с какой невероятной быстротой в ходе новейшей истории первоначально аграрные общества превращались и продолжают превращаться в урбанизированные. В 1900 г. в мире существовало всего лишь около 350 городов с населением свыше 100 тыс. жителей в каждом, спустя 50 лет их стало уже около 950, а еще через 33 года – почти 2.5 миллиона. За этот же период число городов с населением свыше 1 млн человек увеличилось с 10 в 1900 г. до 81 в 1950 г. и до 209 в 1983 г. Если в самом начале XX века горожане составляли немногим более 10% населения мира, то в 1950 г. их доля достигла 29%, а в 1983 г. превысила 40%. Только с 1950 по 1983 гг. численность городских жителей увеличилась с 730 млн до 1895 млн, т.е. в 2,6 раза. За то же самое время сельское население мира выросло всего на 53% – с 1800 млн до 2750 млн человек, а в некоторых странах (например, в тогдашнем СССР) оно даже сократилось. В наши дни более четверти всего человечества – это жители крупных городов, население которых ежегодно увеличивается суммарно примерно на 50 млн человек.

Все эти цифры ярко иллюстрируют масштабы концентрации людей в эпоху так называемого технического прогресса, которую с точки зрения социолога вполне уместно квалифицировать как «век толп». Не будем, впрочем, забывать, что города – это еще не все общество индустриального типа. Очевидно, каждое такое общество заключено в границах определенного государства с его собственной политической системой, правовыми нормами, с уникальными для народа каждой страны особенностями нравственности, коллективизма и социальной психологии. Иными словами, хотя важнейшая черта современных индустриальных обществ – это централизованная сиетема государственной власти, было бы неточным ставить знак равенства между понятиями «общество» и «государство», ибо второе лишь частично покрывает первое. Вероятно, чтобы избежать этого смешения понятий, классик мировой социологии Питирим Сорокин, обсуждая законы существования современных обществ, осторожно называет их «политическими сообществами», «политическими организациями» и «политическими организма-

ми», причем использует все эти термины как синонимы. Той же терминологии в дальнейшем буду придерживаться и я.

Колоссальная численность людских масс, вовлеченных в жизнь современных политических организмов,– это первое, что бросается в глаза при их сопоставлении с раздробленными сегментарными обществами или с архаическими социумами стратификационного типа. Численность населения большинства стран Европы, к примеру, колеблется в пределах от 4 млн до 50 млн человек. Разумеется, индустриальное массовое общество сохраняет в себе многие черты архаических сегментарных и стратификационных обществ. Страны разделены на некие сегменты (округа, кантоны, области, штаты), равные в своих правах и подчиняющиеся центральной администрации. Индустриальное общество стратифицировано, как мы сможем убедиться ниже, еще в большей степени, чем кастовое, но страты здесь не отделены друг от друга непроницаемыми перегородками. Напротив, в жизни современного общества, именуемого иногда «обществом равных возможностей», огромную роль играет явление социальной мобильности: преуспевающий индивид способен быстро подняться по этажам социальной иерархии, а неудачнику грозит падение с высокой статусной позиции на самое дно.

В массовом обществе человек находится в постоянном движении – в прямом и в переносном смысле. Необходимость постоянно менять свою социальную роль и контактировать с огромным количеством социально анонимных партнеров создает обстановку непредсказуемости для индивида. А коль скоро каждый в большей или меньшей степени зависит от каждого, непредсказуемость становится фоном жизни целых корпоративных групп общества как такового. Все это заставляет признать, что общественный порядок, который представляется нам изначально данным и более чем естественным, – вещь чрезвычайно хрупкая. И если взглянуть глубже, кажущаяся гармония общества – это, по существу, игрушка в руках слепых стихийных сил, рождаемых столкновениями множества разнонаправленных личных и групповых интересов.

Именно это имеет в виду Питирим Сорокин, говоря о закономерностях изменений политической стратификации в современном обществе. Чем крупнее политический организм, тем, при прочих равных условиях, более выражена и политическая стратификация. Однако в каждом отдельном случае существует некая «точка перенасыщения», при которой ставшая гипертрофированной иерархическая пирамида рушится, подчас увлекая за собой в своем падении и все общество в целом. По образному выражению ученого, в ходе преобразований общества все время происходят изменения высоты и профиля «социального конуса», крутизны его склонов, цельности внутренней структуры. «В любом обществе,– пишет он,– постоянно идет борьба между силами политического выравнивания и силами стратификации… Когда колебания профиля в одном из направлений становятся слишком сильными и резкими, то противоположные силы разными способами увеличивают свое давление и приводят профиль стратификации к точке равновесия… Вышеуказанными способами политический организм возвращается в состояние равновесия тогда, когда форма конуса либо гипертрофированно плоская, либо сильно возвышенная».

Однако, спросите вы, чем же определяется нормальное для общества «состояние равновесия»? По мнению Питирима Сорокина, оно диктуется численностью населения, вовлеченного в жизнь общества. «Увеличение размеров политической организации увеличивает стратификацию прежде всего потому, что более многочисленное население диктует необходимость создания более развитого и крупного аппарата. Увеличение руководящего персонала приводит к его иерархизации и стратификации, иначе десять тысяч равноправных официальных лиц, скажем, безо всякой субординации, дезинтегрировали бы любое общество и сделали бы невозможным функционирование политической организации. Увеличение и стратификация государственного аппарата способству-

ет отделению руководящего персонала от населения, возможности его эксплуатации, плохому обращению, злоупотреблениям и т. д. – это было, есть и будет фактором колебаний стратификации. Во-вторых, увеличение размера политической организации приводит к увеличению политической стратификации, так как большее количество членов различается между собой по своим внутренним способностям и приобретенным талантам».

Помимо политической стратификации в каждом современном обществе резко выражены экономическая стратификация (деление на бедных и богатых) и профессиональная стратификация, связанная с существованием более и менее престижных профессий. При всем при этом именно политическая стратификация определяет лицо общества, и она же подвержена наиболее кардинальным изменениям в периоды социальной нестабильности. Вот что говорит по этому поводу Питирим Сорокин: «По сравнению с экономическим профилем изменения абриса политической стратификации кажутся менее сглаженными и более конвульсивными. Серьезная общественно-политическая реформа (…изменение избирательных прав, введение новой конституции) слегка изменяет экономическую стратификацию, но часто приводит к серьезному изменению политической стратификации. В случае катастрофы или крупного переворота происходят радикальные и непривычные профили. Общество в первый период великой революции часто напоминает форму плоской трапеции, без верхних эшелонов, без признания авторитетов и их иерархии. Все пытаются командовать и никто не хочет подчиняться. Спустя короткий промежуток времени появляется авторитет, вскоре устанавливается старая или новая иерархия групп и, наконец, порушенная политическая пирамида восстанавливается снова».

Изучение динамики колебаний политической стратификации разных обществ в ходе истории человечества позволило Питириму Сорокину прийти к пессимистическому заключению, что людям трудно ожидать закономерного развития общества от одних устойчивых форм к другим. Хотя, по его словам, в последнее время на всех континентах наблюдается явная волна перехода от деспотического к демократическому устройству обществ, было бы наивной иллюзией считать, что движение вспять невозможно. Напоминая о длительном господстве тоталитарных деспотических режимов, Питирим Сорокин констатирует: «Не существует постоянной тенденции перехода от монархии к республике, от самодержавия к демократии, от правления меньшинства к правлению большинства, от отсутствия правительственного вмешательства в жизнь общества к всестороннему государственному контролю. Нет также и обратных тенденций».

Уже сам факт господства многоступенчатой, разветвленной иерархии во всех сферах массового общества (экономической, политической и профессиональной) с очевидностью подсказывает нам, что социальная гармония – состояние весьма трудно достижимое и крайне неустойчивое. В этом прекрасно отдавали себе отчет многие великие мыслители прошлого. Английский философ Томас Гоббс еще в XVII веке писал, что естественное состояние общества – это «война всех против всех». Ибо равенство людей от природы порождает у них и равные надежды на жизненный успех. «Вот почему, если два человека желают одной и той же вещи, которой, однако, они не могут обладать вдвоем, они становятся врагами». Ту же идею немецкий мыслитель Иммануил Кант сформулировал в конце XVIII века несколько по-иному. По его мнению, человек «…обязательно злоупотребляет своей свободой в отношении своих ближних; и хотя он как разумное существо желает иметь закон, который определил бы границы свободы для всех, но его корыстолюбивая животная склонность побуждает его, где ему нужно, делать для самого себя исключение». Поэтому, считает Кант, «средство, которым природа пользуется для того, чтобы осуществить развитие всех задатков людей,– это антагонизм их в обществе, поскольку он в конце концов становится причиной законосообразного порядка».

Эти идеи в дальнейшем были развиты целым рядом социологов и политологов и послужили основой новой ветви обществоведения – конфликтологии. Обобщая все сделанное учеными в этой области, А.Г. Здравомыслов резюмирует: «Не надо вводить людей в заблуждение с помощью мифа о всеобщей гармонии интересов… Конфликт – неизбежный результат всякой системы управления, любой иерархически организованной системы. Идеал полного социального равенства – несомненная утопия, вредное заблуждение, которое приводит лишь к разрушению эффективности всякой совместной деятельности…» Более того, по мнению автора, «суть любого политического режима заключается именно в том, что он определяет формы политического конфликта в борьбе за властные полномочия».

Понятно, что чем больше людей вовлечено в социальный процесс, тем чаще возникают конфликты на бытовой, национальной, религиозной почве. В современном индустриальном обществе индивид становится, по существу, вездесущим в силу неслыханного прогресса техники связи и властного вторжения средств массовой информации в повседневное существование всех и каждого. Под воздействием пропаганды конфликтующих политических лидеров огромные контингенты людей, превращенные в «публику» экспансией радио и телевидения, волей-неволей превращаются в участников непрекращающейся борьбы между политическими партиями. Перипетии этой борьбы становятся для многих источником постоянного социального напряжения, ощущения нестойкости существования, вспышек коллективной истерии.

Среди философов существует давняя и непреходящая традиция подвергать анафеме эти и многие другие пагубные издержки массового технократического общества, которые в действительности нельзя расценивать иначе, как непременные и неустранимые его атрибуты. К числу скрытых пороков нашей реальности подчас относят и стоящую перед каждым необходимость возлагать на самого себя всю меру ответственности за свою судьбу. Дело преподносят так, будто индивид, освободившийся в новое время от авторитета церкви, расовых и сословных перегородок, тяготится своей свободой «социального атома» и, часто не отдавая себе в этом отчета, стремится избавиться от нее. Такова, в частности, идея книги американского философа Э. Фромма «Бегство от свободы». Человек, пишет он, «…стал свободен от внешних оков, мешающих поступать в соответствии с собственными мыслями и желаниями. Он мог бы свободно действовать по своей воле, если бы знал, чего он хочет, что думает и чувствует. Но он этого не знает; он приспосабливается к анонимной власти и усваивает такое «я», которое не составляет его сущности… Вопреки видимости оптимизма и инициативы, современный человек подавлен глубоким чувством бессилия, поэтому он пассивно, как парализованный, встречает надвигающиеся катастрофы». Основываясь на этой посылке, которая, я убежден, чрезмерно драматизирует истинное положение вещей, Э. Фромм продолжает: «Одиночество, страх и потерянность остаются; люди не могут терпеть их вечно. Они не могут без конца влачить бремя «свободы от»; если они не в состоянии перейти от свободы негативной к свободе позитивной, они стараются избавиться от свободы вообще. Главные пути, пс которым происходит бегство от свободы,– это подчинение вождю, как в фашистских странах, и вынужденный конформизм, преобладающий в нашей демократии».

Думается, что для нарисованной здесь картины автор не пожалел черной краски. Перед нами типичный образчик так называемого алармистского стиля оценки происходящего, который вносит свою лепту в копилку нагнетания социальной напряженности в обществе. Человек никогда не испытывал состояния ничем не омраченного комфорта: в архаических обществах люди живут под постоянным страхом голода, враждебных духов и «чужаков», в массовом обществе они опасаются преступности и безработицы. Впрочем, справедливо и то, что в сознании людей не умирает надежда на появление

сильного и мудрого правителя, который установит наконец «разумный» порядок, искоренит преступность, сделает всех богатыми и счастливыми. Неискоренимая вера в возможность такого прихода мессии только на протяжении XX века ввергала многие народы в бесконечные беды и страдания. Эпопея построения коммунизма в России дает внушительный пример подобного хода событий.

На протяжении человеческой истории мало кто из выдающихся мыслителей не предлагал своего проекта создания гармоничного и «справедливого» общества. Сегодня философы ограничиваются тем, что вскрывают реальные и надуманные пороки современного общественного устройства. На эти темы были и еще будут исписаны тысячи страниц. Однако, я думаю, трудно сказать что-нибудь более дельное на эту тему по сравнению со словами Иммануила Канта: «Человек хочет согласия, но природа лучше знает, что для его рода хорошо: и она хочет раздора. Он желает жить беспечно и весело, а природа желает, чтобы он вышел из состояния нерадивости и бездеятельного довольства и окунулся с головой в работу, испытал трудности, чтобы найти средства разумного избавления от этих трудностей».

***

Выше я старался провести мысль, что в основе каждого из многочисленных вариантов социальности человека лежит в конечном итоге сплав бытующих в данном обществе представлений о мире, трудового опыта и вековых традиций, передаваемых от поколения к поколению. Все это вместе взятое создает культуру – нечто такое, что отсутствует в сколько-нибудь развитой форме даже у наших ближайших родичей в животном мире, у человекообразных обезьян. Необозримый спектр культур – от самых архаических до сугубо технократических, где уже немыслимо существование без телевизора и компьютера, обязан бесконечному разнообразию сочетаний свободы полета человеческой мысли, с одной стороны, с ее способностью на века застывать в форме самых причудливых верований и абсурдных заблуждений, с другой.

Е.Н. Панов
СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ ТРУДОВ

1963

Панов Е.Н. 1963. Сохранить уссурийского зуйка. С. 133-135 в: Охрана природы на Дальнем Востоке. Вып.1. Владивосток.

Панов Е.Н. 1963. О территориальных отношениях куликов на пролете. Орнитология 6: 418-423.

Панов Е.Н. 1963. Японская трясогузка – новая форма орнитофауны Советского Союза. Орнитология 6: 479

Панов Е.Н. 1963. О систематическом положении уссурийского зуйка *Charadrius placidus* (по этологическим данным). Зоол. журн. 42 (10): 1546-1553.

1964

Панов Е.Н. 1964. О способах питания некоторых видов куликов. Зоол. журн. 43(1): 89–97.

1965

Панов Е.Н. 1965. К биологии и взаимоотношениям трех видов сорокопутов – японского *Lanius bucephalus* T., краснохвостого *L. cristatus confusus* S. и тигрового *L. tigrinus* D. на крайнем юге Приморья. С. 192-198 в: Проблемы орнитологии. Тр. III Всесоюзн. орнитолог. конференции, сентябрь 1965 г. Изд. Львовского гос. Университета.

Панов Е.Н. 1965. Пролет куликов в южном Приморье. Охота и охотничье хозяйство 3: 22.

Васильев Н.Г., Панкратьев А.Г., Панов Е.Н. 1965. *Заповедник «Кедровая падь»*. Владивосток. 58 с. + 48 фото.

Панов Е.Н. 1965. Находки птиц на оз. Ханка. Орнитология 7: 483-484.

Панов Е.Н. 1965. Структура популяции черноголовой гаички в Южном Приморье и формы поведения, поддерживающие эту структуру. С. 288-290 в: Мат. IV Всесоюзн. орнитол. конф., 1–7 сентября. Наука, Алма-Ата.

Панов Е.Н. 1965. Этологические изолирующие механизмы. Бюлл. МОИП, Отдел. биолог.70(6): 163.

1967

Панов Е.Н. 1967. Ястреб-перепелятник и сорокопут. Охота и охотн. хозяйство 3: 7.

1968

Панов Е.Н. 1968. Этологические механизмы изоляции. С.142–168 в: Проблемы эволюции, т. 1. Новосибирск, Наука.

Архипенко Е.В., Панов Е.Н. Расницын А.П. 1968. Сравнительный анализ пищевых рационов двух видов ласточек – городской *Delichon urbica urbica* L. и деревенской *Hirundo rustica rustica* L. в условиях их совместного обитания. С. 208-211 в: Проблемы эволюции 1. Новосибирск: Наука.

1969

Панов Е.Н. 1969. Демонстративное поведение животных. Природа 1: 51-59.

Панов Е.Н. 1969. Рецензия на книгу А.Д.Слонима “Инстинкт” (1967, изд. Наука, ЛО). Журн. общей биологии 30(6): 759-761.

1970

Панов Е.Н. 1970. *Общение в мире животных (Эволюционные и популяционные аспекты поведения животных)*. М., Знание (НЖНТ, серия “Биология” 9). 48 с.

Панов Е.Н. 1970. *Сигнализация и «язык» животных* (*Эволюционные и популяционные аспекты поведения животных)* М.: “Знание” (НЖНТ, серия “Биология” 8). 32 с.

Раджабли С.И., Панов Е.Н., Булатова Н.Ш. 1970. Сравнительный анализ кариотипов обыкновенной *Emberiza citrinella* и белошапочной *E.leucocephalos* овсянок, гибридизирующих в области перекрывания их ареалов. Зоол. журн. 49(12): 1857-1863.

Панов Е.Н. 1970. Послесловие. С. 212-217 в книге: К.З. Лоренц «Кольцо царя Соломона». Перевод Е.Н. Панова. М.: Знание.

Панов Е.Н. 1970. Послесловие. С. 325-330 в книге: Н. Тинберген «Осы, птицы, люди». Перевод глав 5-8 Е.Н. Панова. М.: Мир.

1971

Панов Е.Н. 1971. Инбридинг у диких животных. Природа 2: 119-120.

Панов Е.Н. 1971. Биология и поведение черноголовой гаички *Poecile palustris brevirostris* Tasz. на крайнем юге Приморья. С. 98-112 в: «Орнитологические исследования на юге дальнего востока». Владивосток.

Панов Е.Н. 1971. К биологии японского сорокопута *Lanius bucephalus* Temm. and Schleg. в южном Приморье. С. 201-207 в: «Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока». Владивосток.

Булатова Н.Ш., Панов Е.Н., Раджабли С.И. 1971. Описание кариотипов некоторых видов птиц фауны СССР. ДАН СССР 199 (6): 1420-1423.

1972

Булатова Н.Ш., Панов Е.Н., Раджабли С.И. 1972. *Хромосомные наборы птиц.* Новосибирск, 34 с.

Bulatova N.Sh., Radjabli S.I., Panov E.N. 1972. Karyologycal description of three species of the genus *Passer*. Experientia 28: 1369-1371.

Панов Е.Н. 1972. Межвидовая гибридизация и судьба гибридных популяций (на примере двух видов сорокопутов-жуланов: *Lanius collurio* L., *L. phoenicuroides* Schalow). Журнал общей биол. 33 (4) 409-427.

Панов Е.Н. 1972. О таксономическом ранге туркестанского или краснохвостого жулана (*Lanius phoenicuroides* Schalow). С. 275-280 в: Проблемы эволюции 2. Новосибирск: Наука. .

Панов Е.Н., Раджабли С.И. 1972. Взаимоотношения домового воробья *Passer domesticus* L. и черногрудого *P. hispaniolensis* Temm. в Таджикистане и возможные механизмы изоляции. С.263-275 в: Проблемы эволюции, 2, Новосибирск: Наука.

Панов Е.Н., Булатова Н.Ш. 1972. О совместном обитании и взаимоотношениях пустынных снегирей *Bucanetes gitageneus* Licht. и *B. mongolicus* Swinh. в Закавказье. Бюлл. МОИП. Отдел биол. 77(4): 86-93.

Панов Е.Н., Булатова Н.Ш. 1972. Сравнительный анализ кариотипов 18 видов семейства Turdidae (Aves). Зоол.журн. 51(9): 1371-1380.

Раджабли С.И., Панов Е.Н. 1972. К вопросу о видовой самостоятельности среднеазиатского домового воробья *Passer domesticus griseogularis* Sharpe. С. 255-261 в: Проблемы эволюции. 2. Новосибирск: Наука.

1973

Панов Е.Н. 1973. *Птицы Южного Приморья* (*Фауна, биология и поведение*). Новосибирск: Наука 376 с. + 52 фото.

Bulatova N.Sh. Panov E.N. 1973. Comparative analysis of karyotypes of the family Turdudae (Aves). Caryologia 26(2): 229-244.

Панов Е.Н. 1973. Взаимоотношения двух близких видов овсянок *Emberiza citrinella* L., *E. leucocephalos* Gm. в области их совместного обитания. С.261-294 в: Проблемы эволюции 3, Новосибирск: Наука.

Панов Е.Н. 1973. Популяция и индивидуум: эволюция взаимоотношений. Природа 3: 63-73.

Панов Е.Н., Крюков А.П. 1973. Дивергенция, изолирующие механизмы и гибридизация в группе сорокопутов-жуланов (*Lanius*, Aves). Зоол. журн. 52(11): 1683-1696.

Панов Е.Н.1973. Организация и эволюция популяционных систем. Вопросы философии №11: 132-139.

1974

Панов Е.Н., Гуров Б.Н. 1974. Новые данные по биологии белоножки. Мат. VI Всесоюз. орнитол. конф. 1 (1-5 февраля 1974, Москва) М.: изд. МГУ.
Панов Е.Н. 1974. Большой чекан – новый гнездящийся вид фауны СССР. Мат. VI Всесоюз. орнитол. конф. 1 (1-5 февраля 1974, Москва) М.: изд. МГУ.
Панов Е.Н., Корзухин М.Д. 1974., Качество индивидуальных территорий и успех самцов при образовании пар у черной каменки *Oenanthe picata.* Зоол. журн. 53(5): 737-746.
Panov E.N. 1974. *Die Steinschmдtzer der nordichen Paldarktis.* Die Neue Brehm- Bucherei 482A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt, 128 S.

1975

Панов Е.Н. 1975. Ритуал (в биологии). БСЭ (3-е изд.).
Панов Е.Н. 1975. *Этология - ее истоки, становление и место в исследовании поведения.* М.:Знание (НЖНТ, серия “Биология” 3). 64 с.
Панов Е.Н. 1975. Социальное поведение и эволюция организации. С. 24-43 в: Проблемы эволюции 4. Современные проблемы эволюции. Новосибирск: Наука.
Панов Е.Н., Иваницкий В.В. 1975. Межвидовые территориальные отношения в смешанной популяции чернобокой каменки *Oenanthe finschii* и каменки-плешанки *O. pleschanka* на полуострове Мангышлак. Зоол. журн.(54)9: 1357-1370.
Панов Е.Н., Иваницкий В.В. 1975. Эволюционные и таксономические взаимоотношения между чернопегой каменкой *Oenanthe hispanica* и каменкой-плешанкой *O. pleschanka.* Зоол. журн. 54(12): 860-1872.
Панов Е.Н. 1975. Рецензия на книгу: Р. Хайнд «Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии». Зоол. журн. 55(9): 1421-1424.

1976

Панов Е.Н. 1976. На пути к синтезу наук о поведении (рецензия на книгу Р.Хайнд “Поведение животных”). Природа 2: 152-154.
Панов Е.Н. 1976. Проблема коммуникации у животных: ее состояние и перспективы развития. Зоол. журн. (55)11: 1597-1611.
Панов Е.Н. 1976. Новые данные по биологии и размножению большого чекана. С. 204-211 в: «Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР». Тр. Окского гос. заповедника 13.

1977

Панов Е.Н. 1977. Методологические и гносеологические принципы в исследовании поведения. С. 234-235 в: «Управление поведением животных». (Докл. участников II Всесоюзн. конф. по поведению животных). М.: Наука.
Панов Е.Н. 1977. Изолирующие механизмы в микроэволюции птиц и пути их изучения. С. 101-108 в: «Адаптивные особенности и эволюция птиц». М.: Наука.
Потапова Е.Г., Панов Е.Н. 1977. Особенности строения челюстного аппарата каменок рода *Oenanthe* (Turdidae, Passeriformes) в связи с вопросом о путях снижения пищевой конкуренции между близкими видами. Зоол. журн. 56(5): 743-752.
Панов Е.Н. 1977. Рецензия на книгу: Animal behavior. San Francisco, Freeman, 1975, 339 p. С. 14-18 в: «Новые книги за рубежом» (НК), серия В (биология, медицина, сельское хоз.) 5.
Панов Е.Н. 1977. Предисловие. С. 3-5 в книге: Этология сельскохозяйственных животных (пер. с чешского Б. Н. Пакулева), 304 с. М.: Колос.
Панов Е.Н. 1978. *Механизмы коммуникации у птиц.* М.: Наука. 306 с.

1978

Панов Е.Н. Костина Г.Н., Галиченко М.В. 1978. Организация песни у южного соловья *Luscinia megarhynchos.* Зоол. журн. 57(4): 569-581.

Панов Е.Н. 1978. Рецензия на сборник: Chemical signals in vertebrates (D. Muller-Schwarze, M. M. Mozell eds). N.-Y. Plenum Press. 610 p. С. 26-30 в: «Новые книги за рубежом» (НК), серия В (биология, медицина, сельское хоз.) 10.

Панов Е.Н. 1978. Предисловие. С 3-6 в книге: Ковальчикова М., Ковальчик К. «Адаптации и стресс при содержании и разведении сельскохозяйственных животных» (пер. со словацкого). М.: Колос.

Панов Е.Н. 1978. Предисловие. С. 3-8 в книге: К. Лоренц Кольцо царя Соломона. Изд. 2-ое. М.: Знание.

1979

Панов Е.Н. 1979. Рецензия на книгу: Dewsbery D. A. Comparative animal behavior. N.-Y., McGraw-Hill, 1978, 452 p. С. 31-33 в: «Новые книги за рубежом» (НК), серия В (биология, медицина, сельское хозяйство) 3.

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1979. Сводный каталог записей голосов птиц фонотеки голосов животных (дополнение). Пущино. 47 с.

Костина Г.Н., Панов Е.Н. 1979.О степени стереотипности полового поведения у двух видов пустельг – *Cerchneis tinnunculus* и *C. Naumanni.* Зоол. журн. 58(9): 1380-1390.

Панов Е.Н., Иваницкий В.В. 1979.Пространственные взаимоотношения четырех видов сорокопутов в южной Туркмении. Зоол. журн. 58(10): 1518-1527.

1980

Panov E.N. 1980. Divergenz und Hybridisation in der Elstersteinmdtzer (*Oenanthe picata).* Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin (Mitt. Zool. Mus. Berlin), Bd. 56, Suppl. Annalen fur Ornithologie (Ann. Orn.) 4: 3-23.

Панов Е.Н., Галиченко М.В. 1980. О пространственной организации популяций среднеазиатской черепахи *Testudo horsfieldi* в Бадхызе. Зоол. журн. 59(6): 875-874.

Крюков А.П., Панов Е.Н.1980. О возможности гибридизации кашгарского *Lanius isabellinus isabellinus* Hempr. et Ehrenb. и туркестанского *L. phoenicuroides* Schalow жуланов. Зоол. журн.59(9): 1378-1386.

Панов Е.Н. 1980. *Знаки, символы, языки.* М.: Знание. 192 с.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Костина Г.Н., Андрусенко Н.Н. 1980. Социально обусловленная смертность птенцов и каннибализм в колониях черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus*. I. Масштаб и причины ювенильной смертности. Зоол. журн. 59(11): 1694-1704.

Панов Е.Н. 1980. Предисловие. С. 5-9 в книге: Майнарди Д. «Собака и лисица» (пер. с итал.). М.: Мир.

1981

Костина Г.Н., Панов Е.Н. 1981. Индивидуальная и географическая изменчивость песни у черной каменки *Oenanthe picata.* Зоол. журн. 60(9): 1374-1385.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1981. Поведение хохотуньи *Larus argentatus cachinnans* на поздних стадиях репродуктивного цикла. Зоол. журн. 60(11): 1658-1669.

Панов Е.Н. 1981. Рецензия на книгу: Handbook of Behavioral Neurobiology. vol. 3. Social Behavior and Communication (Marler P., Vandenbergh J.G. eds). N.-Y., 1979. С.23-26 в: «Новые книги за рубежом» (НК), серия В (биология, медицина, сельское хоз-во) 8.

Панов Е.Н.1981. Послесловие. С. 5-10 в книге: Линден Ю. «Обезьяны, человек и язык» (пер. с англ. Е.П. Крюковой). М.: Мир.

1982

Панов Е.Н., Потапова Е.Г. 1982. Рецензия на сборник: Animal genetics and evolution. Selected papers of the XIV Int. Congr. of genetics. Moscow, August 1978, Eds.: N.N. Vorontsov, J. M. Van Brink, Hague, 1980. Зоол. журн. 62(2): 319-321.

Панов Е.Н. 1982. Современное состояние и перспективы развития эволюционной социобиологии. Зоол. журн. 61(7): 988-999.

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1982. Случай межвидовой «помощи»: черная каменка (*Oenanthe picita*) выкармливает птенцов каменного воробья (*Petronia petronia*). Зоол. журн. 61(7): 1113-1116.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1982. Социально обусловленная смертность в колониях черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus*. II. Динамика и размах ювенильной смертности в колониях с различной пространственной структурой. Зоол. журн. 61(9): 1396-1412.

Костина Г.Н., Панов Е.Н. 1982. Смертность пуховиков и устойчивость персональных связей между птенцами и родителями у черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus*. Зоол. журн. 61(10): 1533-1542.

1983

Панов Е.Н. 1983. *Поведение животных и этологическая структура популяций.* М.: Наука. 423 с.

Panov E.N. 1983. *Die Wьrger der nordlichen Paldarktis. Gattung Lanius.* Die Neue Brehm-Bucherei 557. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt. 196 S.

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1983. Влияние численности и плотности гнездовых поселений на успех размножения у хохотуньи *Larus (argentatus) cachinnans* Pallas. Зоол. журн. 62(10): 1533-1540.

Панов Е.Н. 1983. *Знаки, символы, языки.* Изд. 2-е, дополненное. М.: Знание. (Библиотека «Знание»). 248 с.

Панов Е.Н. 1983. Поведение как фактор эволюции. С. 164-175 в кн.: «Развитие эволюционной теории в СССР» отв. ред. С.Р. Микулинский и Ю.И. Полянский. Л.: Наука.

Панов Е.Н. Предисловие. С. 3-4 в: Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Зоология позвоночных 12, «Проблемы этологии наземных позвоночных». М.: ВИНИТИ.

Панов Е.Н. 1983. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных. С. 5-70 в: (ред. Е.Н.Панов). М.: ВИНИТИ.

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1983. Социальная организация водяных ужей *Natrix tesselanta* Laurenti. С. 99-100 в: «Поведение животных в сообществах». Мат. III Всесоюзн. конференции по поведению животных 2. М.: Наука.

Панов Е.Н. 1983. Эмпирический факт и его трактовка в этологии. С. 104-118 в: «Теоретические проблемы современной биологии». Пущино.

Панов Е.Н. 1983. Предисловие к сб. «Теоретические проблемы современной биологии». «Теоретические проблемы современной биологии». Пущино. с. 4-5.

Панов Е.Н. 1983. Предисловие. С . 3-4 в: «Механизмы поведения». Мат. III Всесоюзн. конференции по поведению животных 1. М.: Наука,

Панов Е.Н. 1983. Колониальное гнездование у птиц: общий обзор. С. 7-37 в: «Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция». Куйбышев.

1984

Панов Е.Н. 1984. Предисловие с. 5-7в книге: К. Лоренц “Год серого гуся” (пер. с нем. И. Гуровой). М.: Мир.

Панов Е.Н. 1984. Предисловие. С. 5-8 в книге: Л. Эрман и П. Парсонс «Генетика поведения и эволюция». Л. Эрман и П. Парсонс «Генетика поведения и эволюция» (пер. с англ. Е.П. Крюковой (ред. Е.Н.Панов). М.: Мир.

Панов Е.Н. 1984. Роль этологии в изучении внутрипопуляционной организации: формирование современных взглядов. С. 49-71 в: «Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций» (ред. Л.Ю.Зыкова, Е.Н.Панов). Пущино.

Панов Е.Н. 1984. Предисловие. С. 5-7 в: «Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций» (ред. Л.Ю.Зыкова, Е.Н.Панов). Пущино.

1985

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1985. Сравнительная биология степной и кавказской агамы (*Agama sanguinolenta, A. caucasica)* в бассейне р. Сумбар (Зап. Копетдаг). С. 185-204 в: «Растительность и животный мир западного Копетдага» (под ред. акад. АН ТССР Н.Т. Нечаевой). Ашхабад, Ылым.

Panov E.N. 1985. *Die Geburt der Sprache*. Verlag Mir Moskau, Urania - Verlag Leipzig-Jena-Berlin, 246 S.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1985. Структура популяции и поведение одичавших ослов *Equus asinus* на острове Огурчинский (Каспийское море). I Социальная организация. Зоол. журн.64(5): 750-762.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1985. Зыкова Л.Ю. Структура популяции и поведение одичавших ослов *Equus asinus* на острове Огурчинский (Каспийское море). II. Репертуар коммуникативных сигналов и организация взаимодействий. Зоол. журн.64(6): 906-913.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1985. Зыкова Л.Ю. Структура популяции и поведение одичавших ослов *Equus asinus* на острове Огурчинский (Каспийское море). III. Использование сигнальных средств в коммуникативном процессе. Зоол. журн. 64(7): 1071-1083.

Зыкова Л.Ю. Васильев В.И., Гаузер М.Е., Панов Е.Н. 1985. Устройство для мечения птиц в полевых условиях без отлова. Зоол. журн. 64(4): 609-611.

Панов Е.Н. 1985. Этология и теория эволюции: плоды содружества и нерешенные проблемы. «Макроэволюция». М.: Изд. МГУ.

Панов Е.Н., Гаузер М.Е., Зыкова Л.Ю. 1985. Катастрофическое воздействие переуплотнения на популяцию речной крачки *Sterna hirundo.* С. 118-120 в: «Теоретические аспекты колониальности у птиц» (Материалы совещания по теоретич. аспектам колониальности у птиц. 16-18 октября 1984 г.) М.:Наука.

Зыкова Л.Ю., Гаузер М.Е., Панов Е.Н. 1985. Влияние социальных факторов на рост, развитие и выживание птенцов при разных типах колониального гнездования у чайковых птиц. С. 47-50 в: «Теоретические аспекты колониальности у птиц». (Материалы совещания по теоретич. аспектам колониальности у птиц. 16-18 октября 1984 г.) М.: Наука.

Панов Е.Н. 1985. Зыкова Л.Ю. Материалы по социальному поведению кавказской агамы *Agama caucasica.* С. 157-158 в: «Вопросы герпетологии». IV Всес. герпетологическая конфер. Автореф. докл Ташкент, 18-20 сентября 1985». М.: Наука.

Панов Е.Н. 1985. Рецензия на книгу «New interpretations of ape and human ancestry». N.-Y. Plenum Press Ciochon R.L., Corruccini R. S. eds) 1983 888 p. (Новые представления о происхождении человекообразных обезьян и человека) С. 23-26 в: «Новые книги за рубежом» В (11).

Панов Е.Н., 1985. Зыкова Л.Ю., Гаузер М.Е. Неадаптивный характер асинхронного вылупления у морского голубка *Larus genei.* ДАН СССР 285(2): 506-508.

1986

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1986. Заметки о поведении степной агамы *Agama sanguinolenta.* I. Общие черты биологии, пространственной структуры и социальное поведение. Зоол. журн.65(1): 99-109.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1986. Заметки поведения степной агамы *Agama sanguinolenta*. 2. Повседневное и коммуникативное поведение. Зоол. журн. 65(2): 235-246.

Панов Е.Н. 1986. 26 статей в “Биологическом энциклопедическом словаре». М.: Советская энциклопедия» (гл. ред. М.С. Гиляров).

Панов Е.Н. 1986. Популяционный гомеостаз при оптимуме и пессимуме средовых условий. В сб. «Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях» (Совещание, Звенигород).

Панов Е.Н. 1986. Новые данные по гибридизации плешанки *Oenanthe pleschanka* и испанской каменки *O. hispanica*. Зоол.журн. 65(11): 1675-1683.
Зыкова Л.Ю., Гаузер М.Е., Панов Е.Н. 1986. Асинхронное вылупление как одна из причин ювенильной смертности птенцов морского голубка *Larus genei*. Зоол. журн.65(9): 1373-1378.
Панов Е.Н. 1986. Предисловие. С. 4-5 в: «Методы исследования в экологии и этологии». Пущино (ред. Л.Ю. Зыкова, Е.Н. Панов).
Панов Е.Н. 1986. Перспективы изучения гибридных популяций у птиц. С. 224-242 в: «Методы исследования в экологии и этологии». Пущино.

1987

Панов Е.Н. Зрительное общение животных. С. 444-485 (глава 13) в: «Физиология поведения: нейробиологические закономерности» (Руководство по физиологии, коллективная монография). Л.: Наука.
Панов Е.Н. 1987. Рецензия на книгу «Выживание животных». С. 46-47 в: Новые книги за рубежом 5. М.: Мир.
Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1987. Влияние экологических и социальных факторов на репродуктивный успех у черноголового хохотуна *Larus icnthyaetus*. Зоол. журн. 66(6): 883-894.
Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Васильев В.И., Гаузер М.Е. 1987. Зона интерградации разных форм комплекса *Stellio caucasius* в юго-западной Туркмении. Зоол. журн. 66(3): 402-411.
Panov E.N. 1987. *Znaky, Symboly, Jazyky.* Praha: Panorama, 310 s.

1988

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1988. Асинхронное вылупление как основная причина дифференцированной ювенильной смертности у черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus*. Зоол. журн. 67(12): 1865-1877.

1989

Панов Е.Н. 1989. Этология человека: возникновение и перспективы развития. С. 36-54 в: «Биология в познании человека» (коллективная монография: А.П.Огурцов, Е.Н.Панов, И.К. Лисеев и др.) М.: Наука. 256 с.
Панов Е.Н. 1989. *Гибридизация и этологическая изоляция у птиц.* М.: Наука, 510 с.
Панов Е.Н. 1989. Предисловие. С. 4-5 в: «Поведение животных и человека: сходство и различия». Пущино.
Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1989. Динамика социальных отношений в популяциях кавказской агамы *Stellio caucasius* Eichw. С. 184-185 в: «Вопросы герпетологии. VII Всес. герпетол. конф. Автореф. докл. Киев, 26-28 сентября 1989».
Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1989. Долговременное изучение роста кавказских агам *Stellio caucasius* Eichw. в индивидуально меченых популяциях. С. 97-98 в: «Вопросы герпетологии. VII Всес. герпетол. конф. Автореф. докл. Киев, 26-28 сентября 1989».
Панов Е.Н. 1989. Этология человека: история и перспективы. С.28-62 в: «Поведение животных и человека: сходство и различия». Пущино.
Panov E.N. 1989. Population ethology. Pp. 257-299 in: «Sov. Rev. F. Physiol. Gen. Biol.» 3.

1990

Панов Е.Н. 1990. Сравнительный анализ поведения синего каменного и пестрого каменных дроздов (*Monticola solitarius, M. saxatilis*). Зоол. журн. 69(4): 65-77.
Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Грабовский В.И. 1990. Биология гнездования, поведение и таксономия хохотунья *Larus cachinnans*. I. Пространственная структура и поведенческие аспекты гнездовой биологии. Зоол. журн. 69(12): 92-105.
Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1990. О возможности гибридизации между кавказской *Stellio caucasius* и хорасанской *S. erythrogaster* агамами. Зоол. журн. 69(7): 103-106.

Panov E.N. 1990. *The birds of south Ussuriland* (*fauna*, *biology*, *behaviour*) Part 1. Tokyo 104 с. (на японском языке).

1991

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Грабовский В.И. 1991. Биология гнездования, поведение и таксономия хохотуньи *Larus cachinnans*. II. Сигнальное поведение и коммуникация в период гнездования. Зоол. журн. 70(1): 76-89.

Панов Е.Н., Грабовский В.И., Зыкова Л.Ю. 1991. Биология гнездования, поведение и таксономия хохотуньи *Larus cachinnans*. III. Видоспецифичность коммуникативных сигналов. Зоол. журн. 70(3): 73-89.

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1991. Долговременное изучение роста кавказской агамы *Stellio caucasius*. Зоол. журн. 70(12): 81-89.

1992

Грабовский В.И., Панов Е.Н., Рубцов А.С. 1992. Фенотипический состав и успех размножения в гибридной популяции плешанки *Oenanthe pleschanka* и испанской каменки *O. hispanica* в восточном Азербайджане. Зоол. журн.71(1): 109-121.

Грабовский В.И., Панов Е.Н. 1992. Конвергенция песен каменки плешанки *Oenanthe pleschanka* и испанской каменки *O. hispanica* в зонах вторичного контакта. Зоол. журн. 71(4): 75-83.

Panov E.N. 1992. *The birds of south Ussuriland (fauna, biology, behaviour*) Part 2. Tokyo 204 с. (на японском языке).

Панов Е.Н. 1992. Сигнальное поведение тихоокеанской чайки *Larus schistisagus* и ее положение в группе больших белоголовых чаек. Зоол. журн. 71(12): 99-115.

Panov E.N. 1992. Emergence of hybridogenous polymorphism in the *Oenanthe picata* complex. Bull. Brit. Orn. Soc. Centenary Suppl. 112 A: 237-249.

1993

Panov E.N., Zykova L.Yu. 1993. Social behaviour of Rock Agama *Stellio caucasius*. P. 1-9 in: «Abstr. of the XXIII Intern. Ethological Conference». Torremolinos, Spain.

Panov E.N. 1993. *The birds of south Ussuriland (fauna, biology, behaviour*). Part 3. Tokio 287 с. (на японском языке).

Панов Е.Н. 1993. Судьбы теоретической биологии с точки зрения этолога. Изв. Академии наук. Серия биол. 2: 314-317.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1993. Социальная организация и демография кавказской агамы *Stellio caucasius*. Зоол. журн. 72(1): 74-93.

Панов Е.Н., Грабовский В.И. Любущенко С.Ю. 1993.Дивергенция и гибридогенный полиморфизм в комплексе черных каменок *Oenanthe picata*. Зоол. журн. 72(8): 80-95.

Panov E.N. 1993. Superspecies of shrikes of the former USSR. 1 p. in: «Intern. Shrike Symposium 11-15 Jan. 1993».

Panov E.N., Zykova L.Yu. 1993.1993. Infanticide and cannibalism in great black-headed gull. p. 123 in Abstr. of Pap. 30th Annual Meeting of the Animal behavior society.

Panov E.N., Grabovsky V.I. Rubtsov A.S. 1993. Natural hybridization between *Oenanthe pleschanka* and *Oe. hispanica* and the species problem in birds. «Abstr. of Pap. 30th Annual Meeting of the Animal behavior society, 1993».

Панов Е.Н. 1993. Границы вида и гибридизация у птиц. С. 53-96 в: «Проблемы вида и гибридизация у позвоночных (ред. Е.Н. Панов, П.С. Томкович). Сб. трудов Зоол. музея МГУ 30. М.: Изд. МГУ.

Андрусенко Н.Н., Панов Е.Н. 1993. Гибридизация между европейским *Lanius collurio* L. и туркестанским *L. phoenicuroides* Schalow жуланами в Северном Казахстане. С. 204-208 в: «Проблемы вида и гибридизация у позвоночных (ред. Е.Н. Панов, П.С. Томкович). Сб. трудов Зоол. музея МГУ 30. М.: Изд. МГУ.

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1993.Свидетельства в пользу гибридизации между кавказской *Stellio caucasius* Eichwald, 1831 и хорасанской *S. erythrogaster* Nicolsky, 1896 агамами. С. 214-219 в: «Проблемы вида и гибридизация у позвоночных (ред. Е.Н. Панов, П.С. Томкович). Сб. трудов Зоол. музея МГУ 30. М.: Изд. МГУ.

1995

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1995. Изменчивость и дифференциация популяций в комплексе *Laidakia caucasia* (Reptilia, Agamidae). Успехи совр. биол. 115(3): 293-315.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1995. Парапатрическая гибридизация в комплексе *Laudakia caucasia* (Reptilia, Agamidae) в юго-восточном Туркменистане. Успехи совр. биол. 115(6): 655-668.

Panov E.N., Zykova L.Yu. 1995.Breakdown of ethological isolation in mixed population of *Laudakia caucasia* and *L. erythrogastra*. «Abstr. of the Second Asian Herpetological Meeting. 6-10 September, 1995», Ashabad.

Zykova L.Yu., Panov E.N. 1995. Population diversity of *Laudakia caucasia* in South-Western Turkmenistan. «Abstr. of the Second Asian Herpetological Meeting. 6-10 September, 1995», Ashabad.

Panov E.N., Zykova L. Yu. 1995. Social organization and demography in the Rock Agsms, *Stellio caucasius*. Asiatic Herpetol. Res., 6: 97-110.

Panov E.N. 1995. Superspecies of shrikes in the former USSR. P. 26-33 in: «Shrikes of the World: Biology and Conservation». Proc. Western Foundation of Vertebrate Zool. 6.

1996

Panov E.N. 1996. *Die Wьrger der Palдarktis*. Die Neue Brehm-Bucherei N 557. Westarp. Wiss. & Spectrum Akad. Verlag. Heidelberg – Berlin, 220 S.

Монзиков Д.Г., Панов Е.Н. 1996. Аллопатрическая гибридизация в комплексе серебристая чайка – хохотунья – клуша (*Larus argentatus-cachinnans-fuscus)*: структура смешанной колонии Ситниковских карьеров (Нижегородская область). Успехи соврем. биол. 116(3): 369-383.

Панов Е.Н., Монзиков Д.Г. 1996. 1996. Аллопатрическая гибридизация в комплексе серебристая чайка-хохотунья-клуша *Larus argentatus-cachinnans-fuscus* (Aves, Charadriiformes). ДАН 349(4): 571-574.

Панов Е.Н., Михайлов Г.К. 1996. Колониальное поселение паука-крестовика *Araneus folium* (Aranei, Araneidae). Вестник зоологии 3: 61-62.

Panov E.N. 1996. Bird comparative ethology. Phys. Gen. Biol. Rev.12: 1-60.

1997

Panov E.N., Zykova L.Yu. 1997. Population structure and social behaviour in two subspecies of the Hardum, *Laudakia stellio* in Israel. «Herpetology ‘97, Abstr. of the III World Congr.» Prague.

Zykova L.Yu., Panov E.N. 1997. Differentiation and intergradation of two subspecies of the Hardun *Laudakia stellio* in Israel. «Herpetology ‘97, Abstr. of the III World Congr.» Prague.

Panov E.N., Zykova L.Yu. 1997. Differentiation and intergradation of two representatives of *Laudakia stellio* complex (Reptilia, Agamidae) in Israel. Russian J. Herpetol. 4(2): 100-114.

1998

Panov E.N., Monzikov D.G. 1998. Interrelations between *Larus argentatus* and *L. cachinnans* in Eastern Europe. 1 p. in: «Ostrich 69(3-4). Abstr. of oral presentations and posters, XXII intern. Ornithol. Congr. Durban 16-22 August 1998».

Панов Е.Н. 1998. На острие социальной эволюции: “Я” - “Мы” - “Они”. Человек 2: 30-43, 3: 81-92, 4: 30-42.

1999

Панов Е.Н., Монзиков Д.Г. 1999. Интерградация между серебристой чайкой *Larus argentatus* и хохотуньей *L. cachinnans* в Европейской России. Зоол. журн. 78(3): 334-348.

Panov E.N., Zykova L.Yu. 1999. Social behavior and communication in rock agama *Laudakia caucasia*. Russian J. Herpetol. 6(3): 183-198.

Панов Е.Н. 1999. *Каменки Палеарктики. Экология, поведение, эволюция*. М.: КМК, 342 с.

Панов Е.Н. 1999. Эволюция социальной организации. С. 322-372 в: кн. «Этология человека на пороге XXI веке: новые данные и старые проблемы». М.: Старый Сад.

2000

Panov E.N., Monzikov D.G. 2000. Status of the form *barabensis* within the *Larus argentatus–cachinnans–fuscus* complex. British Birds 93: 227-241.

2001

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 2001. Сигнальное поведение и коммуникация у черноголового хохотуна *Larus ichthyetus* (Aves, Lari), как показатель его положения внутри подсемейства Larinae. Зоол. журн. 80(7): 839-855.

Версия на английском языке: Panov E.N., Zykova L.Yu. 2001. Signal behavior and communication in the great black-headed gull *Larus ichthyetus* (Aves, Lari) as indicator of its position within the Larinae family. Entomological Rev. 81(7): 161-176 (Suppl.).

Панов Е.Н. 2001. Межвидовая гибридизация у птиц: эволюция в действии. Природа 6: 51-59.

Панов Е.Н. 2001. Сведения о животных, которые могут служить основными жертвами ирбиса в России. С. 241-272 в: кн. «Методы полевого изучения и сохранения ирбиса». М.: Изд. «А. В.Туров» (перевод, редакция и предисловие Е.Н. Панова).

Панов Е.Н. 2001. *Бегство от одиночества: индивидуальное и коллективное в природе и в человеческом обществе*. М.: Лазурь, 637 с.

2002

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 2002. Сравнительный анализ коммуникативных систем в двух крупных таксонах ржанкообразных (Charadriiformes): чайки и крачки. Зоол. журн. 81(1): 91-104.

Panov E.N. 2002. The scientist among csars: a history of exploitation of nature and its protection in Russia. P. 59-74 in: «Haven and earth and I. Ethics of the nature conservation in Asia». Dehly.

2003

Panov E.N., Rubtsov A. S., Monzikov D.G. 2003.Hybridization between Yellowhamer and Pine Bunting in Russia. Dutch Birding 25(1): 17-31.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 2003. Горные агамы Евразии. М.: Лазурь. 301 с.

Панов Е.Н., Рубцов А.С., Монзиков Д.Г. 2003. Взаимоотношения двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucocephalus*), гибридизирующих в зонах перекрывания их ареалов. Зоол. журн. 82 (4): 470–484.

Панов Е.Н. 2003. Этология «вертлявой славки», *Scotocerca inquesta*, и изящной принии, *Prinia gracilis*, в связи с вопросом о границах семейства Славковых (Sylviidae, Passeriformes). Зоол. журн. 82 (3): 402–412.

2004

Панов Е.Н., Целлариус А.Ю, Непомнящих В.А. 2004. Моторные координации в поведении ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*; Reptilia, Agamidae): сигнальные функции и эндогенные ритмы. Зоол. журн. 83(8): 971–982.

Версия на английском языке: Panov E.N. Tsellarius A.Yu., Nepomnyashchikh V.A. 2004. Motor Coordinations in the Behavior of the Toad-peaded Agama, *Phrynocephalus mystaceus* (Reptilia, Agamidae): Signal Functions and Endogenous Rhythms Entomological Review 84 (2): 971-982.

2005

Panov E.N. 2005. *Wheatears of Palearctic. Ecology, behaviour and evolution of the genus Oenanthe*. Sofia: Pensoft. 439 p.

Панов Е.Н. 2005. Судьбы сравнительной этологии. Зоол. журн. 84(1): 104–123.

Версия на английском языке: Panov E.N. 2005. Comparative ethology: past, present, and future. Enthomol. Rev., 85(suppl. 1): 15–33.

Павлова Е.Ю., Панов Е.Н. 2005. Новые данные о поведении дальневосточного аиста *Ciconia boyciana*. С. 39–60 в: «Научные исследования в зоологических парках» 18. М.: Моск. зоопарк.

Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2005. Сравнительный анализ сигнального поведения лебедей. Сообщение 1. Сравнительная характеристика моторных компонентов поведения, С. 129–160 в: «Научные исследования в зоологических парках» 18. М.: Моск. зоопарк.

Панов Е.Н. 2005. *Знаки, символы, языки.* Изд. 6 дополненное и исправленное М.: КМК. 495 с.

2006

Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Зыкова Л.Ю. 2006. Организация песни у обыкновенной овсянки, *Emberiza citrinella* (Aves: Emberizidae). Зоол. журн. 85(11): 1341–1354.

Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С. 2006. Организация песни у лесного конька (*Anthus trivialis*, Motacillidae). Зоол. журн. 85(1): 84–100.

Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2006. Сравнительный анализ сигнального поведения лебедей. Сообщение 2. Сравнительная характеристика акустических компонентов поведения С. 92–133 в: «Научные исследования в зоологических парках» .20. М.: Моск. Зоопарк.

2007

Панов Е.Н., Рубцов А.С., Мордкович М.В. 2007. Новые данные о взаимоотношения двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *Emberiza leucocephalus*), гибридизирующих в зонах перекрывания их ареалов. Зоол. журн. 86 (11): 1362–1378.

Павлова Е.Ю., Панов Е.Н. 2007. Сравнительный анализ брачных взаимодействий шести видов лебедей (*Cygnus*, Anseriformes). «IV Всероссийская конференция по поведению животных». М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 473–474.

Панов Е.Н. 2007. Роль сравнительной этологии в филогенетических реконструкциях у птиц. С. 19–29 в: «IV Всероссийская конференция по поведению животных». М.: Тов-во научных изданий КМК.

Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2007. Сравнительная этология лебедей (*Cygnus*, Anseriformes) мировой фауны. 1. Моторные компоненты поведения. Зоол. журн. 86(5): 600–619.

Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2007. Сравнительная этология лебедей (*Cygnus*, Anseriformes) мировой фауны. 2. Акустические компоненты поведения. Зоол. журн. 86(5): 709–738.

Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2007. Сравнительный анализ моторики полового поведения лебедей (*Cygnus*, Anseriformes) мировой фауны С. 243–244 в: «Современные проблемы биологической эволюции» (Мат. конф. к 100-летию Государственного Дарвиновского музея). М.: ГДМ.

Panov E.N., Golovatch S.I. 2007. Рецензия на книгу Walker I. 2005. The evolution of biological organization as a function of information. Manaus: Editora INPA. 319 pp. Amazoniana, XIX (3/4): 223–224.

2008

Панов Е.Н. 2008. Орудийная деятельность и коммуникация шимпанзе в природею С. 231–260 в: Разумное поведение и язык. Вып.1: «Коммуникативные системы животных и язык человека. Проблема происхождения языка». М.: Языки славянских культур

Панов Е.Н. 2008. *Сорокопуты* (*семейство Laniidae*) *мировой фауны: экология, поведение, эволюция*. М.: Товарищество научных изданий КМК. 620 с.

Панов Е.Н. 2008. Эволюция социальной организации. Экология и жизнь, 5(78): 231-260.

Опаев А.С., Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2008. Базовые направления эволюции сигнального поведения журавлей рода *Grus*. С. 274-283 в: «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых». (Материалы конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН 10-11 апреля 2008 года). М.: Товарищество научных изданий КМК.

Панов Е.Н., Рубцов А.С. 2008. Причины и эволюционные последствия межвидовой гибридизации у птиц на примере взаимоотношений обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephala*) овсянок. С. 205-228 в: «Современные проблемы биологической эволюции» Тр. конф. «К 100-летию Государственного Дарвиновского музея», 17–20 сентября 2007). М.: изд-во ГДМ.

2009

Panov E.N. 2009. The social and communication behaviour of the Great Black-headed Gull. British Birds 102: 72-83.

Panov E.N. 2009. On the nomenclature of so-called Isabelline Shrike. Sandgrouse 31: 163-170.

Irvin D.E., Rubtsov A.S., Panov E.N. 2009. Mitochondrial introgression and replacement between yellowhammers (*Emberiza citrinella*) and pine bunting (*Emberiza leucocephalos*) (Aves, Passeriformes). Biol. J. Linn. Soc. 98: 422-438.

Опаев А.С., Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2009. Сравнительный анализ акустической сигнализации некоторых видов журавлей (Gruiformes, Gruidae). Зоол. журн. 88(10): 1230-1247.

Гаузер М.Е., Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 2009. Социально обусловленная смертность птенцов у морского голубка (*Larus genei*, Lariidae). 1. Общий очерк биологии и поведенческие предпосылки массового инфантицида. Зоол. журн. 88(5): 564-572.

Гаузер М.Е., Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 2009. Социально обусловленная смертность птенцов у морского голубка (*Larus genei*, Lariidae). 2. Причины и размах ювенильной смертности в колониях различной численности и плотности. Зоол. журн., 88(6): 708-716.

Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2009. Жизнь стрекоз глазами орнитолога. Природа, 11: 28-37.

Панов Е.Н. 2009. *Механизмы коммуникации у птиц*. Изд. 2-е. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ». 304 с.

Панов Е.Н. 2009. *Поведение животных и этологическая структура популяций*. Изд. 2-е. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ». 424 с.

Панов Е.Н. 2009. Язык человека и сигнальные системы животных. Успехи современной биологии 129(5): 492-510.

2010

Панов Е.Н. 2010. Дифференциация зоопсихологии на этологию и сравнительную психологию на рубеже XIX и XX веков. Этология и зоопсихология [научный электронный журнал]. №1. С. 5-19.

Панов Е.Н. 2010. Против механицизма и антропоморфизма в осмыслении процесса коммуникации у животных. Этология и зоопсихология [научный электронный журнал]. №1. С. 79-99.

Панов Е.Н., Опаев А.С., Павлова Е.Ю. 2010. Социальная организация репродуктивных поселений и брачное поведение у стрекоз красоток Calopterigidae (Insecta: Odonata). Этология и зоопсихология [научный электронный журнал]. №2. 31 с.

Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2010. Наблюдения за гибридом лебедей кликуна (*Cygnus cygnus*) и шипуна (*Cygnus olor*). Зоол. журн. 89(2): 188-197.

Версия на английском языке: Panov E.N. Pavlova, E. Yu. 2010. Observations on a hybrid between the whooper swan (*Cygnus cygnus*) and the mute swan (*Cygnus olor*) Biology Bulletin 37(8): 759-767.

Панов Е.Н., Павлова Е.Ю., Непомнящих В.А. 2010. Сигнальное поведение журавлей (стерха – *Sarcogeranus leucogeranus*, даурского – *Grus vipio*, японского – *Grus japonensis*) в свете гипотезы ритуализации. Зоол. журн. 89(8): 978-1006.

Версия на английском языке: Panov E.N., Pavlova E.Yu., Nepomnyashchikh V.A. 2010. Signal Behavior in Cranes (the Siberian *Sarcogeranus leucogeranus*, the White-naped *Grus vipio*, and the Red-crowned *Grus japonensis*) in the Context of the Ritualization Hypothesis. Biology Bulletin 37(9): 914-939.

Panov E.N., Bannikova A.A. 2010. On the validity of the 'Steppe Grey Shrike' as an independent speciesю Sandgrouse 32: 141-146.

Панов Е.Н. 2010. Есть ли альтруизм у бактерий? Этология и зоопсихология [научный электронный журнал]. №2. 11 с.

Панов Е.Н. 2010. Антропоморфизм и редукционизм в науках о поведении сдает свои позиции. Зоол. журн. 89(11): 1398-1401.

Панов Е.Н. 2010. *Знаки, символы, языки.* Изд. 7 дополненное и исправленное М.: ЛКИ. 502 с.

2011

Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 2011. Наблюдения за использованием пространства партеногенетическими скальными ящерицами. Зоол. журн. 1: 119-120.

Панов Е.Н. 2011. «Когнитивная революция» в изучении поведения животных: отказ от правила Ллойда Моргана. Этология и зоопсихология [научный электронный журнал]. №2(4). 20с.

Панов Е.Н., Опаев А.С. 2011. Акустическое поведение птиц: структура, функция, эволюция (на примере избранных семейств отряда Воробьинообразных). Этология и зоопсихология [научный электронный журнал]. №1(3). 31 с.

Panov E.N. 2011. *The true Shrikes (Laniidae) of the world. Ecology, behaviour and evolution*. Pensoft. Sofia–Moscow. 910 p.

Панов Е.Н. 2011. Сравнительная этология и молекулярная генетика как инструменты филогенетических реконструкций (на примере каменок рода *Oenanthe*) // Зоол. журн., 90(4): 470–482.

Версия на английском языке: Panov E.N. 2011. Comparative ethology and molecular genetics as tools for phylogenetic reconstruction: the example of the genus *Oenanthe.* Biol. Bull. 38(8): 809–820.

Панов Е.Н. 2011. Предисловие. С. 7-17 в книге А.Веннер, П. Уэдлс Анатомия научного противостояния. Есть ли «язык» у пчел? (перевод и научная редакция Е.Н. Панова).

2012

Панов Е.Н. 2012. *Парадокс непрерывности: Языковsй рубикон. О непреодолимой пропасти между сигнальными системами животных и языком человека*. М.: Языки славянских культур. 456 с.

Панов Е.Н. 2012. Коммуникация у животных: разнообразие подходов и интерпретаций. Этология и зоопсихология. № 5. http://www.etholpsy.ru/.

Панов Е.Н. 2012. О книге А.В. Маркова «Эволюция человека». Этология и зоопсихология № 5. http://www.etholpsy.ru/.

Панов Е.Н. 2012. Понятие «сигнал» в аспекте коммуникации животных. О чем идет речь? Этология и зоопсихология № 6. http://www.etholpsy.ru/.

Панов Е.Н. 2012. Когнитивная революция: собака как модель когнитивной эволюции человека разумного. Этология и зоопсихология № 6. http://www.etholpsy.ru/.

Панов Е.Н. 2012. Отбор половой и отбор естественный: зыбкость подразделения и спорность противопоставления. Этология и зоопсихология № 7. http://www.etholpsy.ru/.

Панов Е.Н. 2012. «Половой отбор»: теория или миф? Введение: к истории вопроса. panov-ethology.ru

Панов Е.Н.. 2012. Что может дать изучение коммуникации животных для проблемы происхождения языка? Московский лингвистический журнал №14. "Вестник РГГУ" № 8: 146-173.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Научное издание

Евгений Николаевич Панов

ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ

ООО “Товарищество научных изданий КМК”
Москва, 2012

Подписано в печать 25.10.2012 г. Формат 70х100/16.
Гарнитура Таймс. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 58. Тираж 300 экз.